DIE NATURWISSENSCHAFTEN

BEGRÜNDET VON A. BERLINER UND C. THESING

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BARTELS E. BEDERKE H. BROCKMANN P. TEN BRUGGENCATE C. W. CORRENS H. v. FICKER R. GRAMMEL O. HAHN R. HARDER M. HARTMANN W. HEISENBERG A. KÜHN M. v. LAUE H. MARTIUS R. W. POHL H. REIN E. SCHMIDT

HERAUSGEGEBEN VON

ARNOLD EUCKEN

ORGAN DER MAX PLANCK-GESELLSCHAFT ZUR FÖRDERUNG DER WISSENSCHAFTEN

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

36. JAHRGANG HEFT 4 (97—128) 1949

INHALT:

Zur Erinnerung an Laplace. Von G. Kowalewski 97

Hochfrequenz-Spektroskopie. Von W. Braunbek 98

Die räumliche und zeitliche Gliederung des Eiszeitklimas. Von J. Büdel 105

Totale Keimblattchimären bei Triton. Von O. Mangold 112

Berichte.

Zusammenhänge in der Chemie schwefelhaltiger Naturstoffe. Von A. Schöberl 121

Kurze Originalmitteilungen.

Hystereseerscheinungen beim Kollaps von monomolekularen Stearinsäurefilmen. Von K. Schäfer 125

Zur Funktion des Statolithenapparates im Wirbeltierlabyrinth. Von E. v. Holst 127

Besprechungen.

Mie, G., Lehrbuch der Elektrizität und des Magnetismus. (Ref.: F. Sauter) 128

Machatschki, F., Vorräte und Verteilung der mineralischen Rohstoffe. (Ref.: C.W.Correns) 128

Ausgegeben im Juni 1949.

Soeben erschien:

TASCHENBUCH FÜR CHEMIKER UND PHYSIKER

Herausgegeben von

Dr.-Ing. **Jean D'Ans**
Professor an der Technischen Universität Berlin-Charlottenburg

und

Dr. phil. **Ellen Lax**
Physikerin in Berlin

Mit 360 Abbildungen und graphischen Darstellungen

Zweite, berichtigte Auflage

VIII, 1896 Seiten. 1949. Ganzleinen DMark 36,—.

Aus dem Vorwort: Das Taschenbuch ist bestimmt, den bekannten „Chemiker-Kalender", in den letzten Jahren als „Chemiker-Taschenbuch" erschienen, zu ersetzen.

Die Gesamtanordnung ergibt sich aus dem Inhaltsverzeichnis. Speziell auf dem Gebiete der Chemie sind die bewährten Tabellen des alten „Chemiker-Taschenbuches" als Grundlage benutzt. — Erläuternde Einleitungen haben sich häufig als zweckmäßig erwiesen. Soweit notwendig, werden Hinweise auf das wichtigste Schrifttum gegeben.

Im Sachverzeichnis sind die in den Tabellen aufgeführten Stoffe nicht genannt, da die Anordnung ohnehin ein schnelles Auffinden gewährleistet. Dagegen finden sich dort Hinweise auf die Stoffe, die in den Sondertabellen oder in ganzen Abschnitten behandelt sind. Die aufgeführten physikalischen und chemischen Größen sind sämtlich angegeben.

Inhaltsübersicht: 1. Maßsysteme und Stoffanordnung. - 2. Allgemeine Konstanten und Angaben über Atome und Moleküle. 3. Makroskopische Zahlenwerte. - 4. Astrophysik, Geophysik, Geochemie. - 5. Eigenschaften von Werkstoffen. - 6. Meßtechnische Daten. - 7. Analyse. - 8. Mathematische Tabellen. - Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN GÖTTINGEN HEIDELBERG

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

erscheinen vorerst etwa halbmonatlich und können durch jede Sortimentsbuchhandlung bezogen werden. Preis für 12 Hefte mit zusammen etwa 24 Druckbogen 24.— Mark, für das einzelne Heft 2.50 Mark zuzüglich Postgebühren.

Nachdruck: Der Verlag behält sich das ausschließliche Recht der Vervielfältigung und Verbreitung aller in dieser Zeitschrift zum Abdruck gelangenden Beiträge sowie ihrer Verwendung für fremdsprachliche Ausgaben vor.

Sonderdrucke: Den Verfassern von Originalbeiträgen und Kurzen Originalmitteilungen stehen 75 Exemplare kostenfrei zur Verfügung.

Anzeigen werden vom Springer-Verlag, Berlin-Charlottenburg 2, Jebensstraße 1, angenommen. Die Preise wolle man unter Angabe der Größe und des Platzes erfragen.

Springer-Verlag

Berlin-Charlottenburg 2 Jebensstraße 1 — **Göttingen** Weender Straße 60

Redaktionelle Hinweise.

I. Allgemeines.

1. Bei der Einsendung von Manuskripten an „Die Naturwissenschaften" bittet die Redaktion die Herren Autoren, stets im Auge zu behalten, daß die Zeitschrift in erster Linie den Wünschen und Interessen des weiten Kreises ihrer Leser zu dienen hat und daß daher ihnen gegenüber Sonderwünsche der Herren Autoren in bezug auf Inhalt, Form und Umfang ihrer Veröffentlichungen zurücktreten müssen, falls die Redaktion dies für erforderlich hält.

2. Vor allem bittet die Redaktion, von der Einsendung von Aufsätzen Abstand zu nehmen, die nur für einen eng begrenzten Leserkreis verständlich und von Interesse sind, und die daher in einer Fachzeitschrift ihren richtigen Platz haben. Ausnahmen bilden knapp gefaßte Schilderungen der Ergebnisse eben fertiggestellter Arbeiten: für diese ist die Rubrik „K.O.M." („Kurze Originalmitteilungen") vorgesehen. Wegen Platz- und Papiermangels sind allerdings auch hier gewisse Einschränkungen nötig. In bezug auf den Inhalt: Angenommen werden können nur wirklich wichtige Arbeiten (z. B. keine bloßen Analogiearbeiten). In bezug auf den Umfang: Im Durchschnitt kann für eine einzelne K.O.M. nur der Raum einer Spalte (etwa 1000 Silben) zur Verfügung gestellt werden.

3. Autoren, namentlich solche, welchen die Gepflogenheiten bei Veröffentlichungen in den „Naturwissenschaften" noch nicht bekannt sind, werden gebeten, in die ausführlichere Darstellung der allgemeinen redaktionellen Richtlinien Einblick zu nehmen, welche in Heft 1 des 33. Jahrgangs abgedruckt sind. Ergänzend sei hier bemerkt, daß die Rubrik „Tagesnotizen" in Zukunft nicht fortgeführt wird, daß also Einsendungen für diese zwecklos sind.

II. Spezielle Hinweise.

Alle Sendungen und Zuschriften sind zu richten an:

Redaktion der Naturwissenschaften,
(20b) Göttingen, Bürgerstraße 50.

In sämtlichen Fällen erhalten die Autoren eine Bestätigung über das Eintreffen von Manuskripten sowie über deren Annahme oder Ablehnung. In den Aufsätzen sind seltene und nur einem kleinen Leserkreis verständliche Fachausdrücke nach Möglichkeit zu vermeiden oder in einer Fußnote kurz zu erläutern. Literaturzitate sind fortlaufend zu numerieren; die angeführten Arbeiten werden dann in einem Literaturverzeichnis am Schluß der Arbeit zusammengestellt. Bei Erläuterung des Textes durch Figuren ist überflüssiger Aufwand zu vermeiden. Figurenvorlagen für Strichätzungen sind so sorgfältig herzustellen, daß nach ihnen ohne weitere Rückfragen Reinzeichnungen angefertigt werden können. Diese werden zur Zeitersparnis den Autoren im allgemeinen nicht vorgelegt, sondern seitens der Redaktion kontrolliert.

Bei photographischen Abbildungen (Autotypien) kann das Druckergebnis auf dem heute zur Verfügung stehenden Papier nur in seltenen Fällen wirklich befriedigen. Es ist deshalb ratsam, Autotypien nach Möglichkeit zu vermeiden. In vielen Fällen läßt sich das Wesentliche durch eine Zeichnung ebensogut zeigen.

Korrekturen.

Die Autoren erhalten in jedem Fall eine Fahnenkorrektur, deren umgehende Erledigung und Rücksendung (mit einem Vermerk, ob der Beitrag druckfertig oder eine Revision erforderlich ist) erbeten wird.

Besprechungsexemplare.

Es wird gebeten, von der unverlangten Zusendung von Büchern, besonders kleineren Broschüren und Zeitschriften-Heften, abzusehen, und zunächst eine Anfrage an die Redaktion zu richten, die dann von sich aus Exemplare anfordern wird. — Für die Rückgabe unverlangter Sendungen kann keine Gewähr übernommen werden.

Kürzlich erschien:

Die Feldspat-Quarz-Reaktionsgefüge der Granite und Gneise

und ihre genetische Bedeutung

Von Professor Dr. **F. K. Drescher-Kaden,** München

(Mineralogie und Petrographie in Einzeldarstellungen.
Herausgegeben von F. K. Drescher-Kaden und O. H. Erdmannsdörffer. Erster Band.)

Mit 210 Textabbildungen. XI, 259 Seiten. 1948. DMark 39,—.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

36. Jahrgang Heft 4*) 1949

Zur Erinnerung an Laplace.

Von Gerhard Kowalewski, München.

Am 28. März wird man in der ganzen wissenschaftlichen Welt an den großen französischen Astronomen und Mathematiker Laplace gedacht haben, dessen Geburtstag an diesem Tage zum 200. Male wiedergekehrt war. Viele seiner großen Leistungen haben auch heute nichts von ihrer Bedeutung verloren, besonders auf mathematischem Gebiet, wo gerade neuerdings von der Laplacetransformation sehr viel die Rede ist und sogar bei der Behandlung technischer Probleme von diesem überlegenen mathematischen Instrument Gebrauch gemacht wird (vgl. das Buch von Oldenbourg und Sartorius über Regulatoren).

Pierre Simon Laplace wurde am 28. März 1749 zu Beaumont-en-Auge in der Normandie geboren als Sohn eines Landarbeiters. Durch sein aufgewecktes, freundliches Wesen gewann er die Sympathie einer wohlhabenden Nachbarfamilie, die ihm eine gute Schulbildung ermöglichte. Mit Recht hat man Laplace vorgeworfen, daß er später als berühmter Mann niemals von seiner bescheidenen Jugendzeit sprach und sich um seine Verwandten und Wohltäter, die lauter einfache Leute waren, nicht im geringsten kümmerte.

Von entscheidender Bedeutung war es für Laplace, daß ihm jemand, dessen Namen wir nicht kennen, einen Empfehlungsbrief an d'Alembert gab. Nun ließ er sich in Beaumont nicht mehr halten, obwohl man ihn an der Schule, die er dort besuchte, zum Hilfslehrer gemacht hatte. Er zog nach Paris, wo er in d'Alembert einen wohlwollenden Gönner fand, der eine kleine Arbeit von Laplace bei der Akademie vorlegte und ihm 1771 eine Stellung an der École militaire verschaffte, so daß er sich ohne Sorgen mit aller Kraft der wissenschaftlichen Arbeit widmen konnte. Schon 1773 erschien eine wichtige Abhandlung über das Stabilitätsproblem der Planetentheorie. Vor Laplace hatte sich noch niemand an dieses schwierige Problem herangewagt, und er löste es. Aber die theoretischen Astronomen von heute lächeln, wenn man das sagt. In Wirklichkeit handelt es sich nämlich nur um eine Approximation. Laplace operiert mit Reihenentwicklungen, die kaum über die dritte Ordnung vorgetrieben werden. Auch Felix Klein hat gelegentlich darauf hingewiesen.

Auf diese erste größere Leistung folgt sogleich eine ganze Reihe wichtiger Arbeiten. Bei Behandlung der Attraktion eines Sphäroids auf einen äußeren Punkt benutzt Laplace zum erstenmal seine Kugelfunktionen. Sie sind die Bausteine, aus denen er die harmonischen Funktionen, d. h. die Lösungen der heute nach ihm benannten Differentialgleichung $\Delta u = o$, zusammensetzt. Eine Laplacesche Kugelfunktion n-ten Grades ist eine harmonische Form in x, y, z. Es gibt $2n + 1$ linear unabhängige Formen dieser Art. Läßt man n die Werte 0, 1, 2.. durchlaufen, so ergeben sich die Laplaceschen Grundpolynome

$$1;\ x,\ y,\ z;\ x^2-z^2,\ y^2-z^2,\ y\,z,\ z\,x,\ x\,y;\ldots$$

Der Name Kugelfunktionen kommt daher, daß der Wertevorrat einer Form in x, y, z vollkommen bestimmt ist durch ihre Werte auf der Einheitskugel.

Ein ganzes Jahr vor Laplace hatte sich Legendre, ein hochbegabter Mathematiker, der aber im Schatten der ganz Großen nicht recht gedeihen konnte, ebenfalls mit Kugelfunktionen beschäftigt. Seine Kugelfunktionen sind aber durch eine besondere Invarianteneigenschaft ausgezeichnet. Wenn man von einer Laplaceschen Kugelfunktion n-ten Grades verlangt, daß sie alle Drehungen um einen Durchmesser der Einheitskugel gestattet, daß also ihre Niveaulinien auf der Einheitskugel eine Schar von Parallelkreisen bilden, so erhält man eine Legendresche Kugelfunktion. Diese ist bei gegebener Achse bis auf einen konstanten Faktor eindeutig bestimmt. Aus $2n+1$ Legendreschen Kugelfunktionen mit verschiedenen Achsen läßt sich jede Laplacesche Kugelfunktion n-ten Grades linear aufbauen. Man kommt also mit Legendreschen Kugelfunktionen ebensoweit wie mit Laplaceschen. Da Legendres Arbeiten in den Berichten der Pariser Akademie erschienen waren, ist es ganz undenkbar, daß Laplace sie nicht gekannt haben sollte. Um so unbegreiflicher ist es, daß er Legendre nicht mit einer Silbe erwähnt.

Laplace hatte die Neigung, auch weiteren Kreisen Einblick in seine Gedankenwelt zu geben. So schrieb er, bevor seine fünfbändige *Mécanique céleste* herauskam, ein populär gehaltenes Buch „Exposition du système du monde" (1796), das großes Aufsehen erregte und dem Verfasser die Pforten der Akademie öffnete. Die darin entwickelte Nebularhypothese hat nur noch historisches Interesse. Kant hatte bereits 1755 in seiner „Allgemeinen Naturgeschichte und Theorie des Himmels" ähnliche Gedanken dargelegt. Laplace zitiert ihn nicht, hat aber die Schrift des Königsberger Philosophen, wie man heute annimmt, doch wohl gekannt.

Die Mécanique céleste ist ein grandioses Werk. Alles wird von den ersten Anfangsgründen aus entwickelt. Auch hier findet man zunächst kein Zitat. Der unbefangene Leser könnte glauben, alles rühre von Laplace selbst her, sogar der Satz vom Kräfteparallelogramm. Wenn man weiter vordringt, kommt man an Stellen, wo die Beweise nur angedeutet werden. Ein „Il est aisé à voir" ersetzt manchmal eine ganze Schlußkette. Biot, der Laplace beim Korrekturlesen unterstützte, erzählt uns, daß der geniale Autor oft große Mühe hatte, die Beweise zu rekonstruieren, was er hier und da aus Mißtrauen gegen sich selbst versuchte. Man hat gesagt, die Mécanique céleste sei die Übersetzung der Newtonschen „Principia" in die Sprache der Infinitesimalrechnung. Das ist aber doch nicht zutreffend, weil Laplace viele neue Probleme aufstellt und löst, die weit über Newtons kühnste Pläne hinausgehen. Es gibt heute nur noch wenige, die dieses bewunderungswürdige Werk einmal gelesen haben. Die klassische Mechanik, in deren Geist es geschrieben ist, tritt immer mehr in den Hintergrund, und es gibt so viel Neues in der modernen Physik, daß unsere Aufnahmefähigkeit kaum ausreicht, alles zu verarbeiten. Die mathematischen Hilfsmittel, die Laplace verwendet,

*) Ausgegeben im Juni 1949.

werden immer interessant und wertvoll bleiben. Sie sind aber schon so stark in die mathematische Fachliteratur eingedrungen, daß man die Mécanique céleste nicht mehr zu lesen braucht, um sie kennenzulernen. Als Eckermann Goethe fragte, ob er Kants Kritik der reinen Vernunft lesen müsse, lautete die Antwort verneinend mit der Begründung, daß der Ideengehalt dieses Buches längst in das allgemeine philosophische Bewußtsein eingedrungen sei. Ähnliches kann man über die Mécanique céleste sagen.

1812 erschien die *Théorie analytique des probabilités*, ein zweites hochbedeutendes Buch von Laplace. D'Alembert hatte in seinen Opuscules mathématiques starke Bedenken über den wissenschaftlichen Wert der Wahrscheinlichkeitsrechnung geäußert. Trotz aller Ehrfurcht, die er seinem Wohltäter d'Alembert entgegenbrachte, stellte sich Laplace mutig in die Reihe derer, die mit Euler d'Alemberts Standpunkt ablehnten. Um sein Bekenntnis zur Wahrscheinlichkeitsrechnung auch vor einem größeren Kreise zu wiederholen, schrieb er seinen populären „Essai philosophique sur les probabilités". Zu den wertvollen Beiträgen, die Laplace zur Wahrscheinlichkeitsrechnung lieferte, gehört die Methode der kleinsten Quadrate, die er unabhängig von Legendre aufbaute, ohne von dessen Priorität Notiz zu nehmen. Dasselbe tat übrigens auch Gauß, und auf ihn lenkte sich der Groll des schwer gekränkten Legendre dann ab.

Von Laplaces rein mathematischen Leistungen ist allgemein bekannt sein berühmter Determinantensatz. Ganz besonders wichtig ist aber seine originelle Methode zur Integration einer linearen Differentialgleichung von der Form

$$(\alpha_0 + \beta_0 x)\, y^{(n)} + \\ + (\alpha_1 + \beta_1 x)\, y^{(n-1)} + \cdots + (\alpha_n + \beta_n x)\, y = 0 .$$

Sind alle β gleich Null, so hat man den von Lagrange erledigten Fall einer linearen Differentialgleichung mit konstanten Koeffizienten vor sich, die man in bekannter Weise mittels des Exponentialansatzes löst. Es lag nun der Gedanke nahe, es auch dann mit irgendeinem Exponentialansatz zu versuchen, wenn die β nicht alle verschwinden. Im Lagrangeschen Sonderfall kommt man mit einer endlichen Anzahl von Exponentialausdrücken e^{nx} aus. Im allgemeinen Fall operiert Laplace mit der linearen Zusammenfassung eines Kontinuums unendlich vieler e^{nx}, d. h. er macht den Ansatz

$$y = \int a(n)\, e^{nx}\, dn,$$

wobei er die Integration längs eines Weges vornimmt, den das n im komplexen Gebiet beschreibt. Es handelt sich hier, so könnte man auch sagen, um eine Übertragung der Potenzreihe $a_0 + a_1 e^x + a_2 e^{2x} + \cdots$ ins kontinuierlich Unendliche. Solche Übertragungen spielen in der neuesten Mathematik eine bedeutende Rolle. Mit seinem genialen Ansatz eilte Laplace seiner Zeit weit voraus. Aus dieser Idee von Laplace ist die Theorie der Laplacetransformationen hervorgegangen, die sich zu einer großen mathematischen Disziplin ausgewachsen hat.

Laplaces Charakter ist besonders in Frankreich mit übertriebener Härte beurteilt worden. Man wirft ihm vor, daß er seine politische Meinung allzu leicht wechselte. Er war zuerst Republikaner, dann leidenschaftlicher Verehrer Napoleons, nach dessen Sturz Anhänger der Bourbonen. Als er am 5. März 1827 starb, war er sehr vereinsamt. Alle Freunde hatten sich von ihm zurückgezogen. Alexander von Humboldt war in Paris Zeuge seiner Bestattung. Er schreibt darüber an seinen Bruder Wilhelm:

„Nous avons enterré M. Laplace: c'est une des grandes gloires de moins. La haine politique qu'on lui portait parcequ'il n'avait aucune élévation de caractère et courait toujours au secours du plus fort, a fait moins sentir sa perte ici. C'est une injustice cependant."

Ich bringe das Zitat hauptsächlich des letzten Satzes wegen, der aus dem Munde eines Alexander von Humboldt doch viel bedeutet.

Eingegangen am 21. Februar 1949.

Hochfrequenz-Spektroskopie.

Von W. Braunbek, Tübingen.

Überblick.

Die klassische Spektroskopie, besonders die des sichtbaren Wellenlängengebiets, ist durch ihre exakten Messungen berühmt geworden. Man spricht von „spektroskopischer Genauigkeit". Die Grundkonstante der gesamten Spektroskopie, die Rydberg-Konstante (im Spektrum die Seriengrenze der ultravioletten Lymanserie des Wasserstoffs) ist $R_H = 109\,677,581 \pm 0{,}007\ \mathrm{cm}^{-1}$, beansprucht also eine Relativgenauigkeit von mehr als 10^{-7}. Diese außerordentlich hohe Genauigkeit hat die Spektroskopie befähigt, feinste Feinheiten der Struktur der Spektrallinien und Spektralniveaus festzustellen und zu messen, Feinstrukturen, Hyperfeinstrukturen, Zeeman-Aufspaltungen. Der sehr kleine Frequenzunterschied zweier Niveaus A und B (Fig. 1) erscheint aber dabei als Abstand zweier „Linien", der Übergänge von dem weit entfernten Niveau C nach A und B, also als kleine Differenz zweier großen Zahlen mit dem ganzen Genauigkeitsverlust, den eine solche Ermittlung mit sich bringt. Ist die Differenz A—B äußerst klein, etwa von der Größenordnung $1/100\ \mathrm{cm}^{-1}$, so verschwindet sie trotz der hohen Relativgenauigkeit der Messungen C—A und C—B in deren Fehlergrenzen und die optische Spektroskopie ist an der Grenze ihrer Möglichkeiten angelangt.

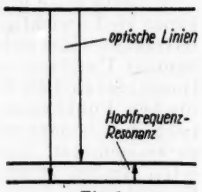


Fig. 1.

Es liegt nun nahe, eine *direkte* Messung der Niveaudifferenz A—B zu versuchen, indem ein Übergang zwischen diesen Niveaus selbst (Pfeil rechts) gemessen wird, z. B. in Absorption von A nach B. Beträgt der Niveauunterschied A—B $1/100\ \mathrm{cm}^{-1}$, liegt er also gerade an der Grenze der optischen Feststellbarkeit, so entspricht einem direkten Übergang eine Strahlung der Wellenlänge 100 cm, die in das Gebiet der Radiowellen fällt und deren Frequenz mit den Mitteln der modernen Hochfrequenztechnik nun selbst mit sehr hoher Genauigkeit bestimmt werden kann, mit einer

Genauigkeit, welche hier die optisch erreichbare um viele Zehnerpotenzen übertrifft und eine ganze neue Welt feinster Strukturen der Messung zugänglich macht. Die Verwirklichung dieses Gedankens ist die *Hochfrequenz-Spektroskopie.*

Die „Hochfrequenz"-Spektroskopie ermöglicht also gerade — vom optischen Bereich her gesehen — die genaue Messung äußerst *niedriger* Frequenzen, äußerst kleiner Niveaudifferenzen, welche den optischen Methoden kaum mehr oder gar nicht mehr zugänglich sind. Sie verdankt ihren ungeheuren Aufschwung in erheblichem Maße der hochentwickelten Radartechnik des Krieges, wenn auch auf einigen Teilgebieten schon vorher schöne Ansätze vorhanden waren. Ihr moderner Teil konzentriert sich sehr stark auf die USA., wo in den letzten drei Jahren eine sehr große Zahl von Arbeiten auf diesem Gebiet entstanden ist.

Übersicht über Niveaudifferenzen.

Niveaudifferenz		Frequenz MHz	Wellenzahl cm^{-1}	Wellenlänge cm
Linie im Sichtbaren:				
Na D_1-Linie $^2S_{1/2} - {}^2P_{1/2}$		$5{,}08 \cdot 10^5$	16 961	$5{,}896 \cdot 10^{-5}$
Feinstruktur:				
Na Abstand der D-Linien $^2P_{1/2} - {}^2P_{3/2}$		515 000	17,19	0,06
H Abstand $2\,{}^2P_{1/2} - 2\,{}^2P_{3/2}$	(1)	11 000	0,365	2,74
Hyperfeinstruktur:				
H Grundzustand $1^2S_{1/2}$	(2)	$1\,420{,}410 \pm 0{,}006$	0,047	21
Ga metastabiler Zustand $^2P_{3/2}$	(3)	445,452	0,015	67
Zeeman-Aufspaltung: „normal" (g = 1) pro 1 Gauß		1,41	$4{,}7 \cdot 10^{-5}$	21 000
Meßbereich der Hochfrequenzmethoden:				
Untere Grenze: Zeeman-Effekt bei 0,05 Gauß	(3)	$\approx 0{,}07$	$\approx 2 \cdot 10^{-6}$	$\approx 5 \cdot 10^5$ (5 km)
Obere Grenze: Molekülline bis:	(4)	$\approx 60\,000$	$\approx 1{,}8$	$\approx 0{,}5$

In der Übersichtstabelle sind einige charakteristische Werte von Niveaudifferenzen aus dem Bereich der optischen und der Hochfrequenz-Spektroskopie zusammengestellt, und zwar der Anschaulichkeit halber nebeneinander in den drei gebräuchlichen Einheiten: als Frequenz in Megahertz (1 MHz = 10^6 Schwingungen/sek.), als Wellenzahl in cm^{-1} und als zugehörige Wellenlänge in cm. Während in der optischen Spektroskopie direkt die Wellenlänge gemessen wird und die Ergebnisse in ihr oder in Wellenzahlen erscheinen, ist die Einheit der Hochfrequenz-Spektroskopie, entsprechend der direkten Messung von Frequenzen — über Frequenznormale direkt angeschlossen an die Zeiteinheit —, das Megahertz (in den amerikanischen Arbeiten megacycles, Mc).

Die Tabelle bietet zunächst einen Überblick über die Größenordnungen. Der Frequenzabstand der beiden Natrium-D-Linien als anschaulicher Maßstab für alles Weitere ist mit rund 500 000 MHz gerade 1/1000 der Frequenz der D-Linien selbst. In ähnlicher Größenordnung liegen alle Feinstrukturen, d. h. die Multiplettaufspaltungen der Niveaus infolge Wechselwirkung der Elektronenspins und Elektronenbahnmomente. Allein das Wasserstoffatom macht eine Ausnahme mit seiner rund 50mal kleineren Feinstrukturaufspaltung von nur 11 000 MHz.

Wesentlich kleiner sind die Aufspaltungen der *Hyperfeinstruktur* (HFS), welche durch die Wechselwirkung der *Kern*spins mit der Elektronenhülle des Atoms zustande kommen und in der Größenordnung einiger 100 bis 1000 MHz liegen. Zum Vergleich nehmen wir noch die Zeeman-Aufspaltung von Energieniveaus im Magnetfeld: sie beträgt (für den g-Faktor 1) pro Gauß 1,41 MHz, erreicht also bei 300—1000 Gauß die Größenordnung von Hyperfeinstrukturen, bei 8000 Gauß diejenige der Feinstruktur des Wasserstoffs.

Die dritte Spalte der Wellenlängen läßt erkennen, daß der Niveauunterschied der beiden D-Linien noch nicht in den Bereich der Hochfrequenz-Spektroskopie fällt, da hierfür eine Wellenlänge von 0,6 mm erforderlich wäre. Der Bereich der Hochfrequenz-Spektroskopie fängt etwa eine Größenordnung darunter an, bei 5 mm Wellenlänge (60 000 MHz). Im Gebiet der mm- und cm-Wellen werden vor allem relativ grobe Differenzen in den komplizierten Molekülspektren (Rotationsspektren) gemessen; auch die Wasserstoff-Feinstruktur fällt in diesen Bereich. Die Hyperfeinstrukturen liegen, wie ersichtlich, im Gebiet der Dezimeterwellen und darüber, die Grenze nach kleinen Frequenzen wird durch die feinsten noch auflösbaren Aufspaltungen, also durch die *Schärfe* der Energieniveaus gegeben. In günstigsten Fällen können noch Zeeman-Aufspaltungen bei 0,05 Gauß aufgelöst werden (3), wobei wir in das Gebiet ganz langer Wellen kommen. Ein Frequenzbereich von 6 Zehnerpotenzen, von einigen Millimetern bis zu einigen Kilometern Wellenlänge, findet demnach Anwendung in der Hochfrequenz-Spektroskopie.

Genauigkeit und Linienbreite.

Wenn man berücksichtigt, daß bei der optischen Spektroskopie schon bei der H-Feinstruktur mit ihren 11 000 MHz Schwierigkeiten wegen der Linienbreite, d. h. der mangelnden Schärfe der Energieniveaus auftreten, und dem gegenüberstellt, daß nach einer der neuesten Messungen mit der Hochfrequenz-Methode (2) die HFS des H-Grundzustandes zu 1420, 410 ± 0,006 MHz bestimmt wurde mit einer Fehlergrenze von einem Zweimillionstel der H-Feinstruktur, von einem Hundertmillionstel des D-Linien-Abstandes, oder daß Zeeman-Aufspaltungen von fast einem Zehnmillionstel des D-Linien-Abstandes noch aufgelöst werden können, so frägt man sich natürlich, wie dies überhaupt möglich ist.

Die Unschärfe des Energieniveaus eines Atoms oder Moleküls rührt von drei Ursachen her: erstens der „Strahlungsdämpfung", quantentheoretisch gesprochen der Unschärfe infolge endlicher Lebensdauer des betreffenden Zustands, zweitens der „Stoßdämpfung", der weiteren Herabsetzung der Lebensdauer durch Zusammenstöße der Atome oder andere Wechselwirkungen, und drittens der „Dopplerunschärfe" infolge der verschiedenen Bewegungskomponenten der Atome in Richtung der Beobachtung bzw. der Wellenfortpflanzung.

Die erste Unschärfe verschwindet für Grundzustände — diese haben unendlich lange Lebensdauer — und wird sehr klein für metastabile Zustände mit langer Halbwertszeit. Aber auch Zustände, welche durch eine sehr kleine Aufspaltung ν aus einem Grundzustand oder metastabilen Zustand entstehen,

haben hohe Schärfe, da ihre Übergangswahrscheinlichkeit in den tieferen Zustand proportional ν^2 ist und daher für kleines ν sehr klein wird.

Die im optischen Gebiet so gefürchtete Dopplerunschärfe wird im Hochfrequenzgebiet ziemlich bedeutungslos, da der Dopplereffekt ein relativer Effekt ist und die Unschärfe daher im selben Maß kleiner wird wie die Frequenz selbst. Außerdem kann sie im Atomstrahl, wo die Bewegung praktisch nur *eine* Komponente hat, noch weiter heruntergedrückt werden.

Es bleibt nur noch übrig die Druck- oder Störungsunschärfe, welche man durch Messung in Gas sehr niedrigen Drucks oder noch besser im Atomstrahl sehr klein halten kann. So wird das Wunder verständlich, daß man tatsächlich im Hochfrequenzbereich mit der durch die Linienbreite bedingten Unschärfe um 5 Zehnerpotenzen tiefer kommt. Allerdings gilt dies *nur* für Grund- und metastabile Zustände und deren Aufspaltungskomponenten. Sobald ein angeregter Zustand des Atoms hereinspielt, ist es mit der extremen Genauigkeit zu Ende, da dessen Strahlungsunschärfe sich nicht umgehen läßt. Daher rührt es, daß z. B. die H-Feinstruktur, die angeregte P-Zustände enthält, trotz ihrer „großen" Aufspaltung nur *sehr* viel weniger genau zu messen ist als etwa die HFS des H-Grundzustandes.

Die experimentellen Methoden.

Die in der Hochfrequenz-Spektroskopie angewandten Methoden sind — ebenso wie die verfolgten Ziele — bereits außerordentlich vielgestaltig. Sie lassen sich in drei große Gruppen einteilen je nach der Form, in welcher die untersuchte Materie angewandt wird.

Das experimentell komplizierteste Verfahren ist das älteste. Es verwendet die Materie als Atomstrahl oder Molekülstrahl. Wechselwirkungen der einzelnen Teilchen untereinander sind bei dieser *Atomstrahl-Resonanzmethode*, die vor allem auf Rabi und seine Schüler zurückgeht, auf ein Minimum beschränkt. Die Methode hat ein sehr breites Anwendungsgebiet; mit ihrer Hilfe lassen sich magnetische Kernmomente bestimmen — auch die verschiedenen Energien der im starken Magnetfeld richtungsgequantelten Kernmagnete sind ja Niveaus, zwischen denen Übergänge in Resonanz angeregt werden können —, ferner Hyperfeinstrukturen von Grund- und metastabilen Atomniveaus einschließlich ihrer Zeeman-Aufspaltungen und endlich Präzisions-g-Werte von Atomzuständen. Auch die Wasserstoff-Feinstruktur ist mit einer abgewandelten Atomstrahlmethode bestimmt worden.

Die nächste Möglichkeit besteht darin, die Materie als *Gas* zu verwenden, in welchem die Resonanzstellen der Absorption der Hochfrequenz aufgesucht werden. Bei ausreichend niedrigem Druck läßt sich auch hier die gegenseitige Wechselwirkung, d. h. die Druckverbreiterung der Niveaus, genügend klein halten. Diese Methode findet ihre Hauptanwendung zur Bestimmung von *Molekül*spektren, insbesondere der reinen Rotationsspektren mehratomiger Moleküle, ferner des sogenannten „Inversionsspektrums" des NH_3-Moleküls u. a., einschließlich deren Zeeman- und Stark-Aufspaltungen und Hyperfeinstruktur.

Für *einen* Sonderfall schließlich, nämlich die Bestimmung der magnetischen Kernmomente im starken Magnetfeld, hat es sich gezeigt, daß die Materie sogar im *flüssigen und festen Zustand* angewandt werden kann. Die Wechselwirkung der Kernspins mit den starken Molekül- oder Gitterfeldern ist so gering, daß sie nicht stört, ja sogar zum Teil künstlich erhöht werden muß. Hier ist besonders interessant die Methode der „nuclear induction", der Kerninduktion. Mit ihrer Hilfe lassen sich heute an einem groben Stück Materie die magnetischen Momente der in ihr enthaltenen Atomkerne mit einer Genauigkeit von Bruchteilen eines Promille bestimmen, während vor kurzem dafür noch ein Atomstrahl unerläßlich schien.

Die Atomstrahl-Resonanz-Methode.

Die Anordnung ähnelt für die meisten Zwecke derjenigen von Rabi und seinen Mitarbeitern (5—8), mit welcher diese ab 1938 die magnetischen Momente einer größeren Anzahl von Kernen bestimmt haben. Das Prinzip ist schematisch in Fig. 2 angegeben.

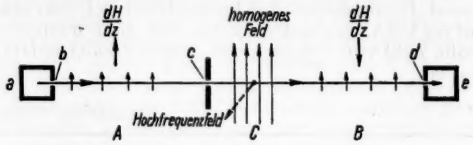


Fig. 2.

Von dem Ofen *a* läuft aus einem engen Schlitz *b* ein Atom- oder Molekülstrahl durch einen zweiten Spalt *c* bis zum Spalt *d* des Auffängers und Detektors *e*. Er passiert dabei zwei lange, inhomogene Magnetfelder *A* und *B*, welche Atome oder Moleküle mit magnetischem Moment in entgegengesetzter Richtung ablenken. Die Anordnung ist so justiert, daß beide Ablenkungen sich aufheben und der Strahl den Spalt *d* erreicht, als ob er unabgelenkt wäre. Übertrieben ist der Verlauf des Strahls in Fig.3 als ausgezogene Linie gezeichnet. Wird nun aber im Gebiet *C* (Fig. 2)

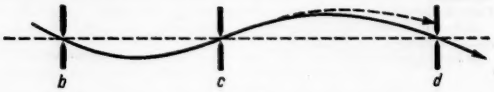


Fig. 3.

durch irgendwelche Einwirkungen das magnetische Moment der Atome bzw. dessen Komponente in Feldrichtung *geändert*, so ist die Ablenkung im Feld *B* anders als vorher, größer oder kleiner (gestrichelte Linie in Fig. 3), und der Strahl erreicht den Auffängerspalt nicht mehr. Bei der Atomstrahl-Resonanzmethode wird die Änderung des Momentes bei *C* dadurch erzielt, daß dort ein Hochfrequenzfeld momentändernde *Übergänge* der Atome oder Moleküle (oder auch einfach der Kerne zwischen ihren richtungsgequantelten Niveaus) veranlaßt, falls es mit dem Übergang in Resonanz steht, falls also seine Frequenz gerade gleich der Frequenzdifferenz der beiden Niveaus ist. Läßt man daher die Frequenz des Hochfrequenzfeldes in kontinuierlicher Änderung durch die Resonanzstelle gehen, so erhält man in der aufgefangenen Strahlintensität ein Resonanz*minimum*.

Die ganze doppelte Ablenkeinrichtung dient also nur als Indikator zur Auffindung der Resonanzstellen der Atome oder Moleküle. Abmessung, Stärke und Inhomogenität der Felder *A* und *B* gehen daher in das Ergebnis nicht ein; sie müssen nur groß genug sein, um die Anzeige der Resonanzstellen genügend empfindlich zu machen.

Hierfür allerdings ist die Ausnutzung technischer Möglichkeiten bis zur äußersten Grenze notwendig. Die Atome haben ja bei diesen Versuchen meist nur Momente von der Größenordnung des Kernmagnetons, also einige 1000mal kleinere als normale paramagnetische Atome, welche als magnetisches Moment die Größenordnung des Bohrschen Magnetons besitzen. Damit derartig winzige Momente überhaupt

entdeckt werden können, muß das paramagnetische Moment gleich Null sein. Es kommen also nur Atome oder Moleküle in Frage, deren Elektronenhüllen kein resultierendes magnetisches Moment haben, deren ganzes Moment somit aus den Kernen stammt.

Die Inhomogenität der Felder A und B ist außerordentlich hoch, bis 100 000 Gauß/cm, die Strahllänge beträgt zum Teil über 2 m, die Ausblendung ist sehr fein; die Öffnungen der Spalte b, c und d rechnen nur nach hundertstel Millimetern. Nicht viel größer sind die gesamten Ablenkungen in A und B. Trotzdem ist die Anordnung auf Änderung der Atommomente so empfindlich, daß die Resonanzstellen mit großer Schärfe bestimmt werden können. Der Nachweis der Strahlen im Detektor e erfolgt nach verschiedenen Methoden je nach der Natur der Strahlteilchen. Enthalten diese ein Alkali-Atom, so geben sie sich an einem erhitzten Wolframdraht durch Bildung positiver Ionen zu erkennen; Chloratome geben am selben Wolframdraht negative Ionen; Wasserstoff- und Deuterium-Moleküle, werden durch ein winziges Pirani-Manometer nachgewiesen, welches noch Druckänderungen von 10^{-9} mm Hg anzeigt.

Je nach Art der Übergänge, die im Raum C in Resonanz angeregt werden, unterscheiden sich nun die Anwendungsrichtungen.

a) Kernmomente.

Hier wird in den Raum C senkrecht zur Strahlrichtung ein starkes homogenes, konstantes Magnetfeld H_0 gelegt (bis 20 000 Gauß), in welchem die entkoppelten Kerne ihre richtungsgequantelten Niveaus besitzen, deren Energiedifferenzen durch Resonanz bestimmt werden, oder — korrespondenzmäßig gesprochen — in welchem die Kernmagnete ihre Larmor-Präzession durchführen, deren Frequenz durch Resonanz ermittelt wird. Der magnetische Vektor des Hochfrequenzfeldes steht dabei senkrecht zum Feld H_0 und senkrecht oder parallel zur Strahlrichtung. Statt die Resonanzkurve durch Änderung der Frequenz zu durchlaufen, kann man auch diese konstant lassen und das Feld H_0 ändern, was meist bequemer ist, so daß die Breite der Resonanzkurve statt in MHz häufig auch in Gauß angegeben wird.

Bei Feldern der Größenordnung 10 000 Gauß liegen die Resonanzfrequenzen bei einigen 10 MHz, also im normalen, leicht zugänglichen Kurzwellengebiet. Die „Linienbreite", d. h. die Breite der Resonanzkurve, kann auf einige tausendstel MHz herabgedrückt werden, wenn für möglichst gute Homogenität des konstanten Feldes H_0 gesorgt wird.

Da sich die Resonanzfrequenzen sehr viel genauer bestimmen lassen als die Stärke des Feldes H_0, werden neuerdings fast nur noch *Verhältnismessungen* verschiedener Resonanzfrequenzen im *selben* Feld H_0 gemacht, so daß dessen Betrag ganz herausfällt. Dies gilt nicht nur für Messungen von Kernmomenten aus der Larmor-Präzession, sondern auch für andere Anwendungsrichtungen und hat zu den genauesten Verhältniswerten geführt. Für die Larmor-Präzession-Messungen ist vor allem zu erwähnen der Anschluß des magnetischen Moments des *Protons* an dasjenige des *Elektrons* durch Millman und Kusch (9), wobei im selben Feld H_0 einerseits die Larmor-Frequenz der Protonen, andererseits die gyromagnetischen Verhältnisse, die g-Faktoren von Alkaliatomen, beide im Molekülstrahl, bestimmt wurden. Das Ergebnis $\mu_P = 2{,}7896 \pm 0{,}0008$ Kernmagnetonen (unter der Voraussetzung μ_{el} exakt gleich 1 Bohrsches Magneton) dient als Bezugswert für alle Kernmomente.

Die Atomstrahlmethode ist von Alvarez und Bloch (10) auch auf die Bestimmung des magnetischen Moments μ_N des *Neutrons* angewandt worden, wobei die doppelte magnetische Ablenkung ersetzt wird durch die verschiedene Absorption in magnetisiertem Eisen je nach der Spinorientierung. Auch diese Messung ist zu einer Verhältnismessung μ_N/μ_P ausgebaut worden durch Arnold und Roberts (11), welche im selben Feld H_0 auch μ_P nach einer der Methoden der dritten Gruppe bestimmt haben.

b) Hyperfeinstruktur und Zeeman-Effekte.

Die Methode ist derjenigen von a) sehr ähnlich. Um Übergänge der Hyperfeinstruktur (HFS) zu beobachten, ist im Gegensatz zu a) im Raum C überhaupt kein Magnetfeld notwendig. Ist jedoch ein schwaches Magnetfeld vorhanden, so überlagert sich der HFS noch ein Zeeman-Effekt. Da Zeeman-Aufspaltungen schon bei 1/10 Gauß aufgelöst werden und bei noch kleineren (nicht völlig vermeidbaren) Magnetfeldern störende Linienverbreiterungen hervorrufen würden, wird auch für die Bestimmung der HFS stets *mit* Magnetfeld gemessen und die Frequenz rechnerisch auf das Feld Null reduziert. Der Hauptunterschied gegenüber der Methode a) besteht daher darin, daß statt eines Feldes H_0 der Größenordnung 10 000 Gauß im Raum C nur ein solches von einigen Gauß bis einigen hundert Gauß angewandt wird.

Die Frequenzen der HFS-Aufspaltung liegen schon wesentlich höher als die bei a) benützten, meist bei einigen hundert MHz, so daß im Dezimeter-Wellengebiet gearbeitet werden muß.

Besonders wichtig ist hier die Präzisionsbestimmung der HFS des Grundzustandes des H- und D-Atoms durch Nafe und Nelson (2), da sie zu einer der berühmten Diskrepanzen gegenüber der Diracschen Theorie geführt hat, auf welche wir später noch zurückkommen. Auch die HFS anderer Atome in Grund- oder metastabilen Zuständen wurde bestimmt. Aus ihr lassen sich auf theoretischem Wege gleichfalls Zahlenwerte für das magnetische Kernmoment, ebenso auch für ein etwa vorhandenes elektrisches Quadrupolmoment der Kerne erhalten.

c) g-Faktoren von Atomzuständen.

Die gyromagnetischen Verhältnisse g von Atomzuständen werden bekanntlich durch die Aufspaltung der betreffenden Niveaus in einem bekannten magnetischen Feld gemessen. Auch hier liefert daher die Hochfrequenz-Spektroskopie eine äußerst präzise Bestimmungsmethode, besonders wenn wieder durch gleichzeitige Beobachtung *mehrerer* Zustände (gleichartiger oder verschiedenartiger Atome) im *selben* Feld H_0 im Verhältniswert die Ungenauigkeit der H_0-Bestimmung herausfällt.

Nun sind die g-Werte schon aus den optischen Zeeman-Effekt-Messungen gut bekannt. Da sie durchweg rationale Zahlen, ja sogar Brüche aus kleinen ganzen Zahlen sein sollen, reichte eine mäßige Meßgenauigkeit aus, um die g-Faktoren völlig streng zu erhalten. Erst seitdem man den Verdacht hegt, daß meßbare Abweichungen von der Diracschen Theorie des Elektrons vorkommen, welche sich etwa in einer Abweichung seines magnetischen Momentes von *einem* Bohrschen Magneton äußern, wurde die Frage nach einer Präzisionsmessung von g-Werten interessant, da sich ja dann kleine Abweichungen von den bekannten, vorher für völlig sicher gehaltenen rationalen Werten ergeben konnten.

Die Bestimmung von Verhältnissen von g-Faktoren mittels der Hochfrequenz-Spektroskopie wurde daher neuestens, vor allem von Kusch und Foley (12), durchgeführt mit dem Ergebnis, daß tatsächlich Abweichungen von der Größenordnung $2^0/_{00}$ von den rationalen Werten auftraten, während der Meßfehler 20—40mal kleiner war.

d) Die Wasserstoff-Feinstruktur.

Übergänge zwischen den Feinstrukturniveaus des H-Atoms waren schon 1932 in einer Untersuchung von Betz (13) mittels der Absorption von cm-Wellen in Wasserstoffgas bestimmt worden. Die Technik der cm-Wellen war damals aber noch nicht genügend entwickelt, um genaue Messungen darauf zu gründen. Erst in neuester Zeit wurde das Problem wieder aufgegriffen von Lamb und Retherford (1) mit dem Ziel, die bereits bei optischen Messungen aufgetretenen Abweichungen von der Sommerfeldschen Feinstrukturformel, welche auch nach der Diracschen Theorie noch zutreffen sollte, genauer festzustellen.

Auch bei diesen Untersuchungen wurde eine Atomstrahlmethode angewandt, welche sich jedoch wesentlich von den bisher besprochenen unterscheidet. Ein H-Atomstrahl wird von einem Elektronenstrahl gekreuzt, welcher einen kleinen Bruchteil der H-Atome in das metastabile $2^2S_{1/2}$-Niveau anregt. Diese angeregten H-Atome können beim Auftreffen auf einen Metallschirm durch Elektronenemission nachgewiesen werden. Werden durch ein Hochfrequenzfeld Übergänge nach $2^2P_{1/2}$ oder $2^2P^3/_2$ in Resonanz angeregt, so nimmt ihre Zahl ab, wodurch die Resonanzstellen erkannt werden.

Die benötigten Frequenzen liegen im Gebiet der cm-Wellen. Die Linienbreite ist hier, da die angeregten (nicht metastabilen) P-Zustände einbezogen sind, rund 200 MHz, also fast 100 000mal größer als etwa bei den HFS-Untersuchungen an Grundzuständen. Trotzdem ist die Linienschärfe noch besser als bei den optischen Untersuchungen, bei denen vor allem die Dopplerverbreiterung sehr stört. Das Ergebnis war, daß zwar der Abstand $^2P_{1/2}$—$^2P^3/_2$ in Übereinstimmung mit der Theorie 10 950 MHz beträgt, daß aber das $^2S_{1/2}$-Niveau, welches nach der Theorie exakt mit dem $^2P_{1/2}$-Niveau zusammenfallen sollte, 1055 ± 30 MHz *über* diesem liegt.

e) Elektrische Molekülstrahlresonanz.

Endlich wurde die magnetische Resonanzmethode auch auf *elektrische* Felder übertragen (Hughes 1947 (14)). Durch Ablenkung in zwei inhomogenen *elektrischen A*- und *B*-Feldern werden aus einem Molekülstrahl die Moleküle mit ganz bestimmten Rotationszuständen ausgesiebt und diese dann durch ein Hochfrequenzfeld Übergängen unterworfen. Trischka (15) konnte 1948 auf diesem Wege bei etwa 3,7 MHz 9 Linien von CsF auf 0,002 MHz genau (Linienbreite 0,016 MHz) bestimmen und an ihnen sogar eine HFS nachweisen, welche von dem elektrischen Quadrupolmoment des Cs-Kernes herrührt.

Resonanzabsorption im Gas.

Außer der erwähnten frühen Arbeit von Betz (13) haben Cleeton und Williams (16) schon 1934 die Bande des NH_3-Moleküls, die aus den sogenannten Inversionslinien besteht, durch Absorption von 1,25 cm-Wellen in Ammoniak bestimmt. Die Wellenlänge wurde damals noch mit dem Beugungsgitter gemessen. Da das Ammoniakgas unter Atmosphärendruck verwendet wurde, war die Linienbreite infolge Stoßverbreiterung sehr groß, nämlich etwa 12 000 MHz (bei einer Frequenz der Linie von etwa 24 000 MHz); an eine Auflösung der Bande war also nicht zu denken.

Erst 12 Jahre später wurde das Problem mit den inzwischen außerordentlich vervollkommneten Hilfsmitteln von Good (17) wieder aufgegriffen, der bei NH_3-Drucken von 1/10 mm Hg und darunter arbeitete und dabei die Cleetonsche Bande in 30 Linien zwischen 20 000 MHz und 26 000 MHz auflösen konnte mit einer Genauigkeit von etwa ± 5 MHz. Bei Drucken unterhalb 10^{-2} mm erhielt er sogar die Stark-Effekt-Aufspaltung und eine HFS dieser Linien.

Good's experimentelle Anordnung, die für die meisten weiteren Arbeiten in dieser Richtung typisch geworden ist, zeigt im Prinzip Fig. 4. Von einem Oszillator gehen die cm-Wellen in einen Hohlleiter, der sich in einem T-Stück nach zwei Richtungen verzweigt. Der eine Zweig enthält das zu untersuchende Gas unter vermindertem Druck, durch druckdichte dielektrische Schichten abgesperrt, der andere eine

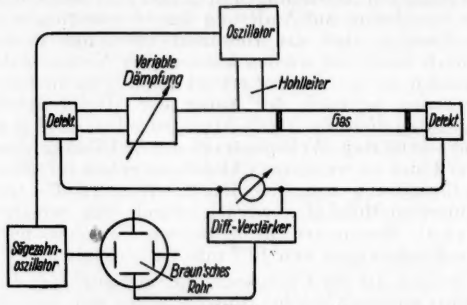


Fig. 4.

meßbar veränderliche Dämpfung. Beide Zweige sind durch Kristalldetektoren abgeschlossen. Die Abgleichung dieser „Brücke" wird durch einen Differentialverstärker nachgewiesen. Durch einen Sägezahn-Oszillator läßt sich die primäre Frequenz über ein kleines Intervall hin- und herschwenken. Wird dabei die Resonanzstelle überstrichen, so erscheint auf dem Schirm einer Braunschen Röhre, deren eines Plattenpaar an den Sägezahn-Oszillator, das andere an den Differentialverstärker angeschlossen ist, die ganze Resonanzkurve. Durch Ändern von Frequenz und Dämpfung können die Linien nach Lage und Intensität ausgemessen werden.

Das Untersuchungsgebiet dieser Methode, welche in den vergangenen 3 Jahren eine außerordentlich breite Anwendung gefunden hat, erstreckt sich vor allem auf die Rotationsniveaus mehratomiger Moleküle (O_2, H_2O, N_2O, CH_3Cl, OCS, CNS u. a., zum Teil mit Unterscheidung verschiedener Isotopen bei C, N, S usw.) (4, 16—27)), sowie besonders auch auf das sogenannte Inversionsspektrum des Ammoniak (17, 18), welches der Verdopplung aller Niveaus infolge der zwei gleichwertigen Gleichgewichtslagen des N-Atoms gegenüber dem Dreieck der drei H seine Entstehung verdankt und aus Übergängen zwischen diesen verdoppelten Niveaus besteht. Bei sehr vielen dieser Arbeiten werden auch Zeeman-Aufspaltungen, Stark-Aufspaltungen und HFS der einzelnen Niveaus untersucht.

Die gemessenen Linien liegen meist im Bereich von 20 000 MHz bis 60 000 MHz. Die obere Grenze wird durch die Begrenzung der mm-Wellen-Technik nach kurzen Wellen hin gegeben. Die Linienbreite geht bei diesen Messungen bis 0,2 MHz herunter.

Resonanz im flüssigen und festen Zustand („nuclear induction").

Die Tatsache, daß der Kernspin auch im flüssigen und festen Zustand der Materie nur eine sehr schwache Wechselwirkung mit den Molekül- oder Gitterfeldern hat, erlaubt Übergänge zwischen den richtungsgequantelten Niveaus der Kernmagnete in einem starken äußeren Feld auch in der kondensierten Materie mittels der Hochfrequenzresonanz mit hoher Genauigkeit zu messen.

Zum Teil ist dies ähnlich durchgeführt worden wie die Resonanzabsorption in Gasen, zuerst von Pur-

cell, Torrey und Pound (27) 1946, die in einem Hohlraumresonator mit 850 cm³ Paraffin in einem Magnetfeld von etwa 7000 Gauß die Absorption von Hochfrequenzenergie bei etwa 30 MHz untersuchten. Sie erhielten eine scharfe Resonanzstelle, welche der Larmor-Präzession der Protonen im äußeren Magnetfeld entspricht. Ähnliche Messungen gelangen auch in gasförmigem Wasserstoff von 10 bis 30at Druck (28), den wir auch in die Reihe der kondensierten Materie stellen dürfen.

Dieselbe Methode ist inzwischen vielfach zur Bestimmung des magnetischen Moments von Kernen (29), auch zu Vergleichsmessungen (11, 30) der Momente mehrerer Kerne durch Messung der Resonanzfrequenzen im selben Magnetfeld herangezogen worden. Diese Art der Bestimmung erwies sich als ebenso genau wie die im Atomstrahl. Pound (29) erhält z. B. Linienbreiten von 0,005 MHz, die jedoch noch zu einem großen Teil der Inhomogenität des Magnetfeldes zuzuschreiben sind; die allein durch Wechselwirkung mit den Molekülfeldern bedingten Linienbreiten werden auf 0,002 MHz geschätzt.

Schon vorher war ein ähnlicher Effekt für das magnetische Moment des *Elektrons* durch Zavoisky (31) entdeckt worden, die „paramagnetische Resonanzabsorption", die von Cummerow (32) z. B. an kristallisiertem Mn SO_4 untersucht worden ist. Die notwendige Frequenz ist hierbei natürlich sehr viel höher, etwa 3000 MHz bei 1000 Gauß und die Linienbreite ist wegen der sehr viel stärkeren Wechselwirkung der Elektronen einige 100 000mal größer als bei den Kernresonanzen. Genaue Messungen lassen sich also damit nicht ausführen. Der Effekt konnte übrigens auch als „ferromagnetische Resonanzabsorption" in ferromagnetischen Stoffen von Griffith (33) u. a. nachgewiesen werden.

Die schönste Methode auf diesem Gebiet ist aber wohl die ebenfalls 1946 von Bloch, Hansen und Packard (34, 35) entdeckte *Kerninduktion* („nuclear induction"): Setzt man ein Stück feste oder flüssige Materie in ein starkes, konstantes, homogenes Magnetfeld H_0 (einige 1000 Gauß), so führen — korrespondenzmäßig betrachtet — die Achsen der Kernspins eine Präzession mit der Larmor-Frequenz um die Richtung von H_0 aus. Die Phasen dieser Präzession sind statistisch verteilt, so daß senkrecht zu H_0 keine Magnetisierung auftritt. Legt man nun aber senkrecht zu H_0 ein schwaches Hochfrequenzfeld H_1 (Fig. 5), so schaukelt dieses die Larmor-Präzession der Kerne auf, ähnlich wie eine periodische Kraft an einem schwingungsfähigen System erzwungene Schwingungen erzeugt. Diese „erzwungene Präzession" wird besonders stark im Resonanzfall, wenn die Frequenz des Feldes H_1 mit der „freien" Larmor-Frequenz der Kerne übereinstimmt. Der erzwungene Anteil der Präzession ist aber, da vom äußeren Feld H_1 erzeugt, an allen Kernen *kohärent*, so daß der gesamte resultierende Magnetisierungsvektor jetzt eine Präzession um die Richtung von H_0 ausführt. Dabei entsteht eine periodisch wechselnde Komponente der Magnetisierung senkrecht zu H_0 *und senkrecht* zu H_1, die in einer herumgelegten Spule eine Spannung induziert und sich so messen läßt. Das Maximum dieser Spannung, die also durch die von einem äußeren Wechselfeld aufgeschaukelte Präzession der Kerne selbst induziert wird, zeigt die Resonanzfrequenz an.

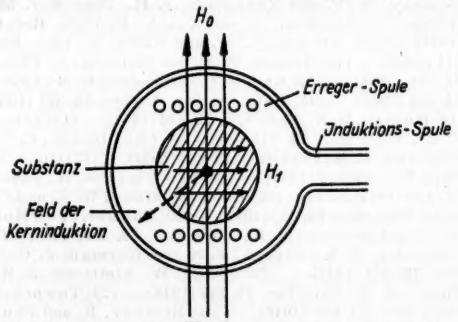


Fig. 5.

Dieses schöne Prinzip war allerdings experimentell nicht ganz einfach zu verwirklichen, denn die induzierende Feldkomponente der Kernmagnete ist nur von der Größenordnung einiger 10^{-6} Gauß. Wegen der hohen Frequenz entsteht zwar eine Empfängerspannung von 10^{-3} Volt, die also mehrere Größenordnungen über dem thermischen Störpegel liegt und sich bequem messen lassen würde. Das induzierte Feld muß aber in Gegenwart des millionenmal stärkeren Feldes H_1 *derselben Frequenz* gemessen werden (das milliardenmal stärkere konstante Feld H_0 stört natürlich nicht). Die Senkrechtstellung beider Felder läßt sich nicht bis auf einen Faktor 10^6 (= 0,2 Bogensekunden!) genau justieren, aber Bloch überwindet die Schwierigkeiten durch den Kunstgriff, die Symmetrie des Erregerfeldes H_1 durch die Wirbelströme in einem schwenkbaren Kupferplättchen so lange zu verschieben, bis sein restlicher Fluß durch die Induktionsspule verschwindet.

Die Methode der Kerninduktion liefert außerordentlich genaue Resultate. Sie ermöglicht die Bestimmung von magnetischen Kernmomenten (zunächst der Kern-g-Faktoren) von Substanzen, die sich der Atomstrahlmethode bisher mangels geeigneter Detektoren entzogen haben. Sie vermeidet überhaupt den experimentell schwierig zu handhabenden Atomstrahl. Sie eignet sich besonders gut zu Vergleichsmessungen der Kernmomente verschiedener Kerne im selben Feld, z. B. von isotopen Kernen, und kann vielleicht sogar zur Isotopenanalyse ausgebaut werden. Darüber hinaus vermittelt sie aber durch die Form ihrer Resonanzkurven und deren Beeinflußbarkeit durch Beimengungen usw. reiche Kenntnisse über die bisher wenig bekannte Spin-Gitter-Wechselwirkung. Endlich ermöglicht sie mittels bekannter Kernmomente, z. B. demjenigen des Protons, eine sehr genaue Messung magnetischer Felder. Tatsächlich ist es bereits gelungen, über die Kerninduktion mit Hilfe einer Protonen-gesteuerten Regelvorrichtung starke Magnetfelder bei 10% Schwankung der Erregerspannung über beliebig lange Zeit innerhalb 0,02 Gauß konstant zu halten (36).

Von Anwendungen zur Kernmomentbestimmung ist besonders zu erwähnen die äußerst genaue Vergleichsmessung des Protonen- und Deuteronenmoments durch Bloch, Levinthal und Packard (37) an $H_2O + D_2O$ im flüssigen Zustand (1,5 cm³) mit dem Ergebnis: μ_P/μ_D 3,257 195 ± 0,00002, einer Genauigkeit von einem hundertstel Promille!

Besondere Ergebnisse.

Die Ergebnisse der Hochfrequenz-Spektroskopie lassen sich natürlich nicht auf engem Raum darstellen. Sie sind auf manchen Teilgebieten, vor allem auf dem Gebiet der Molekülspektren mit ihren HFS, Stark- und Zeeman-Effekten schon außerordentlich in die Breite gewachsen und umfassen ein riesiges Tatsachenmaterial. Hier sollen daher nur einige Ergebnisse von grundlegender Bedeutung zusammengestellt werden.

Zu diesen gehören zunächst einmal die Verhältnisse der magnetischen Momente der Elementarteilchen und der einfachsten Kerne.

Für das magnetische Moment des Neutrons ergab sich:

Alvarez u. Bloch 1940 (10) — 1,935 ± 0,03 K. M.
Arnold u. Roberts 1947 (11) — 1,9103 ± 0,0013
Theorie (38) — 1,9108

Der zweite Wert gründet sich auf eine Vergleichsmessung und ist an den Standardwert

$$\mu_P = 2{,}7896 \pm 0{,}0008 \text{ Kernmagnetonen}$$

von Millman und Kusch (9) angeschlossen. Der Wert unter „Theorie" ist nach der Theorie von Rarita und Schwinger (38) aus den magnetischen Momenten des Deuterons und des Protons berechnet. Die Übereinstimmung ist sehr gut. Es sei betont, daß die Übereinstimmung auch nicht durch die nachher zu besprechenden Abweichungen des Elektronenmoments vom Wert 1 Bohrsches Magneton zerstört wird, da sich hierdurch die verglichenen Werte im selben Verhältnis ändern.

Sehr bezeichnend für die rapide Steigerung der Meßgenauigkeit ist auch der Zahlenwert μ_P/μ_D des Momentverhältnisses des Protons und Deuterons:

Kellog, Rabi, Ramsay und Zacharias 1939 (8)
(Atomstrahlmethode): 3,257 ± 0,001
Roberts 1947 (30)
(Res.Abs. in Flüssigk.) 3,25731 ± 0,00015
Bloch, Levinthal und Packard 1947 (37)
(Kerninduktion) 3,257195 ± 0,00002

Jedes der folgenden Resultate liegt innerhalb der Fehlergrenzen des vorhergehenden. Diese sind aber in 8 Jahren um fast 2 Größenordnungen heruntergedrückt worden.

Endlich hat die erhöhte Meßgenauigkeit der Hochfrequenz-Spektroskopie auch zu einer klaren Aussage über die Abweichungen von der Diracschen Theorie des Elektrons geführt, welche schon aus optischen Messungen der Wasserstoff-Feinstruktur andeutungsweise hervorgegangen waren.

An drei Stellen liegen nun solche Abweichungen vor. Diejenige in der H-Feinstruktur drückt sich durch den von Lamb und Retherford (1) gemessenen Wert von 1055 ± 30 MHz für den Abstand $^2S_{1/2} - {}^2P_{1/2}$ aus, der nach der Diracschen Theorie Null sein sollte. Eine vorläufige Berechnung von Dyson (39), die allerdings noch wesentliche Vernachlässigungen enthält, vermag auf dem von Bethe angegebenen Grundgedanken einer Wechselwirkung des Elektrons mit dem Strahlungsfeld diese Abweichung zu erklären und liefert theoretisch für den genannten Abstand je nach Art der Rechnung 1003 bzw. 1037 MHz, in guter Übereinstimmung mit dem experimentellen Wert.

Die beiden anderen Stellen, an denen nun erst die Hochfrequenz-Spektroskopie Unstimmigkeiten aufgedeckt hat, sind einmal die von Nafe und Nelson (2) bestimmten HFS-Aufspaltungen des H- und D-Atoms im Grundzustand, die *beide* gegenüber den aus den Kernmomenten des Protons und Deuterons berechneten Werten um etwa 2,5‰ zu hoch liegen, und zum andern die von Kusch und Foley (12) gemessenen Abweichungen der Verhältnisse der g-Faktoren verschiedener Atomzustände von den einfachen, rationalen Sollwerten. *Alle* diese Diskrepanzen werden beseitigt, wenn man annimmt, daß das magnetische Spinmoment des Elektrons nicht exakt ein Bohrsches Magneton ist, sondern ein wenig mehr. Und zwar erfordert die Richtigstellung der HFS-Diskrepanz eine Erhöhung um etwa 1,3‰, die Richtigstellung der g-Verhältnisse in 3 gemessenen Fällen eine Erhöhung um 1,14‰, 1,21‰, 1,21‰, wobei die Fehlergrenze bei 0,05‰ liegt.

Alle diese experimentellen Abweichungen stimmen also untereinander recht gut überein, und es ist sehr bedeutsam, daß auf derselben Grundlage der Wechselwirkung Elektron—Strahlungsfeld, welche Dyson zur Erklärung der *H*-Feinstruktur-Abweichung geführt hat, nun Schwinger (40) nach einer im einzelnen etwas verschiedenen Rechnung für das magnetische Spinmoment des Elektrons theoretisch tatsächlich den Wert

$$1 + \frac{\alpha}{2\pi} = 1{,}00116 \text{ Bohrsche Magnetonen}$$

(α Sommerfeldsche Feinstruktur-Konstante) erhält, also 1,16‰ mehr als 1 in guter Übereinstimmung mit den experimentellen Werten.

Wenn auch die Verhältnisse um diese Abweichungen noch nicht in jeder Hinsicht voll geklärt sind, so hat doch hier die hohe Genauigkeit der Hochfrequenzmethoden bisher unbekannte Feinheiten klar erwiesen, welche an die tiefsten Grundlagen unserer theoretischen Vorstellungen rühren.

Sollte sich der Wert $1 + \frac{\alpha}{2\pi}$ für das Elektronenmoment (oder ein anderer von 1 abweichender Wert) bestätigen, so hätte das zur Folge, daß auch der Millmansche Standardwert des Protonenmoments μ_P, der ja auf $\mu_{el}, = 1$ bezogen ist, und damit *alle* an ihn angeschlossenen Präzisionswerte von Kernmomenten in diesem Verhältnis zu erhöhen wären.

Eingegangen am 6. Januar 1949.

Literatur.

Der sehr großen Zahl von Arbeiten wegen, auch allein solchen aus den letzten Jahren, kann im folgenden nur eine Auswahl der wichtigsten Literatur gegeben werden.

(1) Lamb, W. E. und Retherford, R. C., Phys. Rev. **72**, 241 (1947). — (2) Nafe, J. E. und Nelson, E. B., Phys. Rev. **73**, 718 (1948). — (3) Becker, C. E. und Kusch, P., Phys. Rev. **73**, 584 (1948). — (4) Hillger, E. R., Strandberg, M. W. P., Wentink, T. und Kyhl, R. L., Phys. Rev. **72**, 157 (1947). — (5) Rabi, I. I., Zacharias, I. R., Millman, S. und Kusch, P., Phys. Rev. **53**, 318 (1938) (erste Mitteilung). — (6) Rabi, I. I., Millman, S., Kusch, P. und Zacharias, I. R., Phys. Rev. **55**, 526 (1939). — (7) Kusch, P., Millman, S. und Rabi, I. I., Phys. Rev. **55**, 1176 (1939). — (8) Kellog, J. M. B., Rabi, I. I., Ramsay, N. F. und Zacharias, I. R., Phys. Rev. **56**, 728 (1939). — (9) Millman, S. und Kusch, P., Phys. Rev. **60**, 91 (1941). — (10) Alvarez, L. W. und Bloch, F., Phys. Rev. **57**, 111 (1940). — (11) Arnold, W. R. und Roberts, A., Phys. Rev, **71**, 878 (1947). — (12) Kusch, P. und Foley, H. M., Phys. Rev. **74**, 250 (1948). — (13) Betz, O., Ann. d. Phys. **15**, 321 (1932). — (14) Hughes, H. K., Phys. Rev. **72**, 614 (1947). — (15) Trischka, J. W., Phys. Rev. **74**, 718 (1948). — (16) Cleeton, C. E. und Williams, N. H., Phys. Rev. **45**, 234 (1934). — (17) Good, W. E., Phys. Rev. **70**, 213 (1946). — (18) van Vleck, J. H., Phys. Rev. **71**, 413 (1947). — (19) Dakin, T. W., Good, W. E. und Coles, D. K., Phys. Rev. **71**, 640 (1947). — (20) Townes, C. H., Holden, A. N. und Merrith, F. R., Phys. Rev. **72**, 513, 740 (1947). — (21) Coles, D. K., Elyash, E. S. und Gorman, J. G., Phys. Rev. **72**, 973 (1947). — (22) Gordy, W., Simmons, J. W. und Smith W. V., Phys. Rev. **74**, 243 (1948). — (23) Townes, C. H., Phys. Rev. **70**, 665 (1946). — (24) Bleaney, B. und Penrose, R. P., Proc. Roy. Soc. London (A) **59**, 418 (1947). — (25) Watts, R. J. und Williams, D., Phys. Rev. **72**, 157 (1947). — (26) Simmons, J. W. und Gordy, W., Phys. Rev. **73**, 713 (1948). — (27) Purcell, E. M., Torrey, H. C. und Pound, R. V., Phys. Rev. **69**, 37 (1946). — (28) Purcell, E. M., Pound, R. V. und Bloembergen, N., Phys. Rev. **70**, 986 (1946). — (29) Pound, R. V., Phys. Rev. **73**, 1112 (1948). — (30) Roberts, A., Phys. Rev. **72**, 979 (1947). — (31) Zavoisky, E., J. Phys. USSR. **9**, 211, 245, 447, (1945) und **10**, 170, 197 (1946). — (32) Cummerow, R. L., Halliday, D. und Moore, G. E., Phys. Rev. **72**, 173 (1947). — (33) Griffith, J. H. E., Nature **158**, 670 (1946). — (34) Bloch, F., Hansen, W. W. und Packard, M., Phys. Rev. **69**, 127 (1946) und **70**, 474 (1946). — (35) Bloch, F., Phys. Rev. **70**, 460 (1946). — (36) Packard, M. E., Rev. Scient. Instr. **19**, 435 (1948). — (37) Bloch, F., Levinthal, E. C. und Packard M. E., Phys. Rev. **72**, 1128 (1947). — (38) Rarita, W. und, Schwinger, J., Phys. Rev. **59**, 436 (1941). — (39) Dyson F. J. Phys. Rev. **73**, 617 (1948). — (40) Schwinger, J., Phys. Rev. **73**, 416 (1948).

Die räumliche und zeitliche Gliederung des Eiszeitklimas.

(Beiträge zur Geomorphologie der Klimazonen und Vorzeitklimate III[1])

Von Julius Büdel, Göttingen.

Das Problem der Eiszeit ist das Problem der Entstehung des heutigen Erdbildes. Das gilt in doppeltem Sinne. Einmal wurde im Eiszeitalter durch eine Folge weit ausschlagender Klimawandlungen und den hierdurch erzeugten Wechsel der geomorphologischen Vorgänge das *physische* Antlitz der Erde weitgehend umgeprägt. Ähnlich tiefgreifend hat aber der in geologisch kurzer Zeit achtmal (am Beginn und am Schluß jeder Kaltzeit) sich vollziehende Klimaumschwung auch die *Biosphäre* der Erde verändert. Durch die wechselnden Anpassungsbedingungen wurde die Auswahl und Verbreitung neuer Pflanzen- und Tierarten beschleunigt. Endlich ist in dieser Periode der *Mensch* selbst über die Natur hinausgewachsen und zu dem geistigen Wesen geworden, als das er dieser heute in einzigartiger Vorrangstellung gegenübertritt. Nach der langsamen klimatischen und biologischen Entwicklung der Erde in der Tertiärzeit hat so das Eiszeitalter in beiden Richtungen eine rasche und tiefgreifende Umwandlung hervorgebracht. Das Entscheidende ist dabei, daß das so erzeugte Bild in der kurzen Nacheiszeit erst wenig verändert wurde. Nur die Kultur des Menschen wuchs nun mit Riesenschritten über die seiner eiszeitlichen Ahnen hinaus. In der übrigen Biosphäre aber hat die seit dem Ende der letzten Kaltzeit erfolgte Wiedererwärmung gerade nur hingereicht, um eine den Interglazialzeiten ähnliche Verteilung der großen Pflanzengesellschaften auf der Erde entstehen zu lassen, die von dem Bild der Tertiärzeit außerordentlich verschieden ist. Vollends aber sind die charakteristischen eiszeitlichen Oberflächenformen in weiten Teilen der Erde seither kaum verändert worden; insbesondere blieben sie in unserer Zone der nichttropischen Waldklimate fast unverändert erhalten. Das Eiszeitalter ist so der Schöpfungsakt der heutigen Welt und ihrer Bewohner.

Im Gang der Forschung hat sich dieses umfassende Bild der Eiszeitalters erst in den letzten 1½ Jahrzehnten entwickelt. Das gilt besonders von der physischen Eiszeitforschung. Seitdem hier um die Mitte des vorigen Jahrhunderts die Lehre von der „Eiszeit" festere Gestalt gewann, wurde diese — ihrem Namen entsprechend — bis in die jüngste Zeit im wesentlichen als eine Periode stark vergrößerter *Gletscher* betrachtet. Dementsprechend bezog sich auch die *klimatische Eiszeitforschung* bis vor kurzem fast nur auf das Problem, jenes erstaunliche Wachstum der Gletscher zu erklären. Theoretisch kann dies sowohl durch eine allgemeine, auf der ganzen Erde gleichmäßig erfolgte Zunahme der schneeigen Niederschläge als auch durch eine ebenso allgemeine Temperaturabnahme während der jährlichen Schmelzzeit des Schnees erfolgt sein. Beide Auffassungen wurden mit Leidenschaft vertreten und so war die Diskussion um das Eiszeitklima lange Zeit von diesem Meinungsstreit beherrscht, der damit den Blick auf das Gesamtproblem weitgehend verdeckte. Unabhängig davon, wie diese Teilfrage letztlich entschieden wird, stimmen beide Auffassungen darin überein, daß hier das Eiszeitklima gegenüber dem Gegenwartsklima durch einen *ganz einfachen Ausdruck*, nämlich durch die Änderung eines einzigen Klimaelements gekennzeichnet werden sollte. So hat A. Penck (1938), ausgehend von dem Umfang der eiszeitlichen Schneegrenzdepression am ozeanischen Westsaum Europas, das Wesen des Eiszeitklimas mit der Angabe einer damals um etwa 8 Celsiusgrade verminderten mittleren Jahrestemperatur, d. h. also mit *einer einzigen Zahl* darzustellen gesucht. Ein solches Vorgehen war

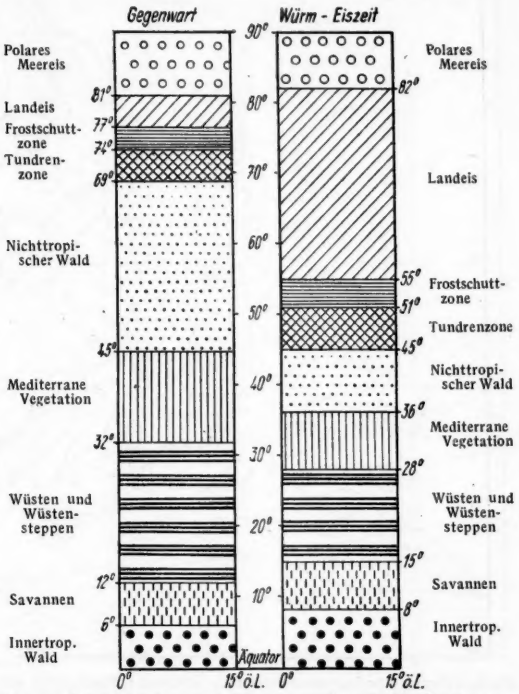


Fig. 1. *Verschiebung der Klimazonen zur Würmeiszeit.* Dargestellt ist die *mittlere* Breitenlage dieser Zonen in dem zwischen 0° und 15° östl. Länge gelegenen Meridianfeld. Außer dem Polarmeer sind die Meeresflächen den benachbarten festländischen Klimagürteln zugeordnet.

nur möglich, solange man das Gletscherwachstum als die maßgebende Wirkung des Eiszeitklimas allein ins Auge faßte und so das Gesamtproblem auf diese Frage einengte.

Demgegenüber können wir heute zeigen, daß in den Eiszeiten die oben schon gestreifte *allgemeine* Veränderung des Erdbildes eintrat und daß das Wachstum der Gletscher nur *eine* (wenn auch geomorphologisch sehr auffällige) *Nebenwirkung* dieses Umwandlungsprozesses darstellt. Außer dem Verhältnis von eisfreiem und eisbedecktem Land hat sich überall auch das Verhältnis von Festland und Meer verschoben: der Meeresspiegel sank in jeder Kaltzeit um rd. 100 m und damit wurden rings um alle Kontinente weite Schelfflächen landfest (vgl. Fig. 4). Betrachtet man endlich die Gletscherzone als Klimagürtel, so hat nicht nur dieser eine sich vergrößert, sondern es haben auch alle anderen von den Polen bis zum Äquator eine durchgreifende Wandlung

[1]) Mit diesem Beitrag wird die 1944 begonnene zwanglose Schriftenreihe zu diesem Thema fortgesetzt (vgl. Büdel 1944 und 1948). Wegen seiner Länge erscheint der Beitrag in dieser Zeitschrift in zwei Teilen. Die Literaturangaben erfolgen gesammelt am Schluß des zweiten Teils.

erfahren: nach Wärmeverhältnissen und Wasserhaushalt, nach Tierwelt und Pflanzenkleid, nach den Bedingungen der Bodenbildung, den morphogenetischen Vorgängen und damit auch nach der Ausgestaltung des Reliefs selbst. *So entstand in jeder der vier Kaltzeiten auf der ganzen Erde eine völlig andere Abstufung und Einteilung der Klimazonen* mit jenen weitgehenden physischen und biologischen Nachwirkungen, die dank der viel schwächeren nacheiszeitlichen Einflüsse auch das heutige Erdbild noch weitgehend bestimmen.

Von einer *Klimarevolution* nahmen alle diese Änderungen ihren Ausgang; daher wird die Darstellung des *Eiszeitklimas* zum wichtigsten Anliegen der Eiszeitforschung. Der folgende Beitrag behandelt zwei Seiten dieses Themas: einmal die *regionale* Anordnung der eiszeitlichen Klimazonen im weiteren Umkreis Europas und dann, in einem kürzeren Schlußabschnitt, die *zeitliche* Abfolge verschiedener Klimaperioden innerhalb einer Kaltzeit. Beide Darstellungen beziehen sich dabei auf die letzte, die Würmeiszeit, deren Spuren heute noch ungleich frischer erhalten sind, als die der drei vorangegangenen. Da sich im übrigen — abgesehen von dem verschiedenen Erhaltungszustand — alle vier Eiszeiten in jeder Beziehung recht ähnlich waren, kann das Klima der Würmeiszeit auch sehr weitgehend als Musterbeispiel allgemein-eiszeitlicher Klimaverhältnisse gelten.

Will man die eiszeitliche Veränderung der irdischen Klimagürtel zunächst auf eine kurze Formel bringen, so kann man sagen: es waren damals die heute polnahen Gürtel weit äquatorwärts vorgeschoben, und zwar gegen die Tropen hin in abklingendem Ausmaß. Fig. 1 zeigt diese Verschiebung der Klimazonen, und zwar nach ihrer mittleren Breitenlage in dem zwischen 0° (Greenwich) und 15° Ost (Görlitz) gelegenen Meridianfeld. In diesem Längenbereich reichte das eiszeitliche nordische Landeis besonders weit südwärts: im Mittel bis 55°, in der östlichen Mark Brandenburg — südl. Krossen a. d. Oder — sogar bis 51,8° Nord (Woldstedt, 1935), während sich der Klimabereich des Bodenfließens (Frostschutt- und Tundrenzone, vgl. Büdel, 1948) im Mittel sogar bis 45° Nord erstreckte. Die Äquatorialgrenzen dieser heute hochpolaren Gürtel waren also zur Eiszeit um 22 bis 24 Breitengrade südwärts vorgerückt. Der nichttropische Wald lag damals in Europa ungefähr in der Breite des heutigen nördlichen Mediterrangebietes, seine Südgrenze war gegenüber der jetzigen nur noch 9, die des Mediterrangebietes aber kaum noch 5 Breitengrade gegen den Gürtel der Passatwüsten vorgeschoben. Dieser war damals, wie insbesondere die Untersuchungen von Rathjens und v. Wißmann (1934, 1943) beiderseits des Roten Meeres zeigten, durch ein polwärtiges Vorrücken der tropisch-humiden Zonen auch von seiner Äquator-

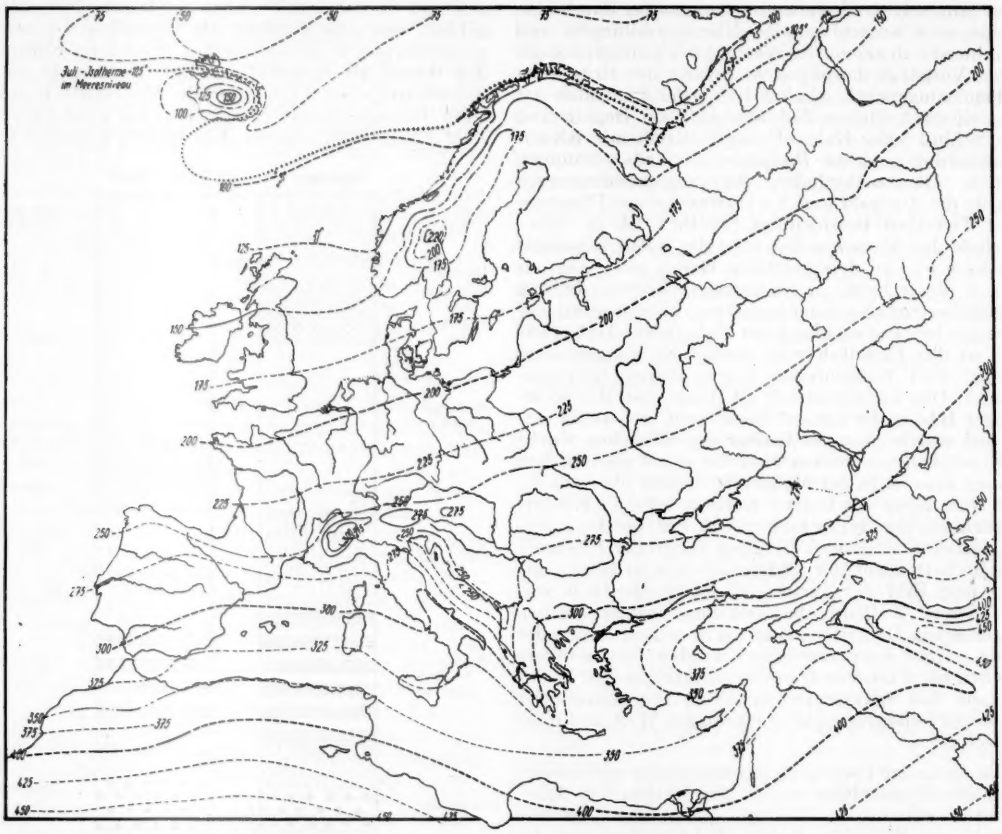


Fig. 2. *Höhenlage der heutigen Schneegrenze* in Europa, Vorderasien und Nordafrika (nach M. Brusch vereinfacht und ergänzt von J. Büdel). Linien gleicher Höhenlage der Schneegrenzfläche (Isochionen) von 250 zu 250 m (Zahlen in Dekametern). Ausgezogene Linien: durch benachbarte Schneegrenzbeobachtungen belegter, gestrichelte Linien: durch Interpolation zwischen entfernteren Schneegrenzbeobachtungen gewonnener Isochionenverlauf. Gekreuzte Linie: heutige + 10,5° Juli-Isotherme im Meeresniveau.

seite her eingeengt und trug zugleich wohl in seiner Gesamtheit nicht so streng ariden Charakter wie heute.

Damit sind wir aber schon zu einer weiteren wichtigen Feststellung gelangt. Denn in Wirklichkeit erfolgte natürlich nicht nur eine bloße Verschiebung dieser Gürtel gleichartiger atmosphärischer Zirkulation. Vielmehr gewannen diese mit der veränderten Breitenlage durchweg auch eine andere Breitenausdehnung, eine andere Lage zu den (anders gestalteten) Meeresflächen und gerieten endlich in ein anderes Strahlungsklima; d. h. sie waren damit zweifellos auch *qualitativ* anders als die ihnen heute entsprechenden, wieder in höhere bzw. niedrigere Breiten zurückgewanderten Klimagürtel. An Stelle eines einfachen, für die ganze Erde gleichartigen Verhältnisses des eiszeitlichen zum Gegenwartsklima kommen wir so zu dem komplizierten Bild *vielfälliger, von den heutigen abweichender eiszeitlicher Klimazonen, von denen jede einzelne nur durch einen ganzen Komplex von Klimawerten dargestellt werden kann.*

Es ist natürlich unmöglich, diese Vielfalt durch Untersuchung nur *einer* bestimmten Art von Klimazeugen, etwa nur von den fossilen Gletscher- oder nur von den fossilen Frostbodenspuren aus, zu erfassen. Vielmehr müssen dazu in gegenseitiger Ergänzung *alle* nur irgend erreichbaren Hilfsmittel herangezogen werden: die Glazialformen und die Schneegrenzdepression, die fossilen Floren und Faunen, die Spuren der fossilen Bodenbildung und, noch weit wichtiger, diejenigen der fossilen Abtragungs- und Formbildungsvorgänge (außerhalb der Gletschergebiete), ferner die typisch eiszeitlichen Sedimente, wie die heute klimafremden großen Schotterfluren, die Löße, Dünen und Bändertone, der Wechsel zwischen minerogenen und organogenen Seichtwasserbildungen, die veränderten Spiegelstände abflußloser Seen und des Meeres und endlich rein klimatische Schlußfolgerungen aus dem Gegenwartsklima und dessen überschaubaren rezenten Schwankungen, wofür besonders die seit 1920 zu verfolgende starke Erwärmung der europäischen Arktis sehr wertvolles Vergleichsmaterial liefert. Besonders wichtig ist es dabei, die Bedeutung aller dieser Klimaerzeugnisse gleichzeitig ins Auge zu fassen, denn aus ihrem *Vergleich* ergibt sich weit mehr als nur die Summe der Einzelergebnisse.

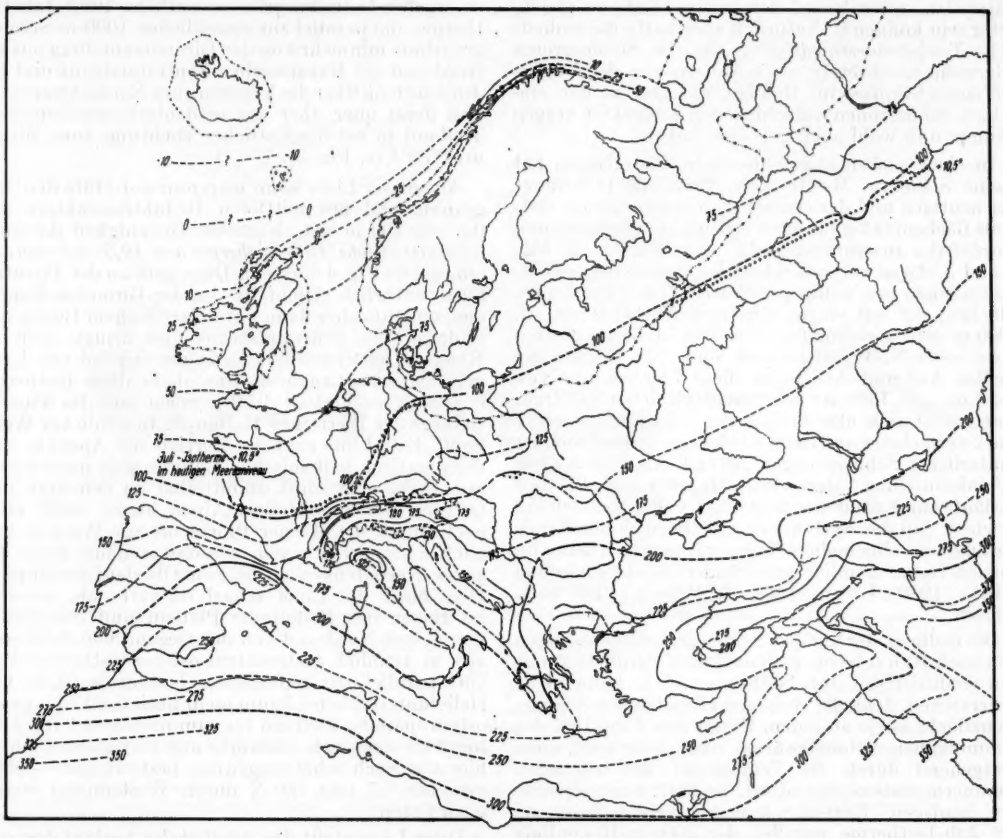


Fig. 3. *Höhenlage der würmeiszeitl. Schneegrenze* in Europa, Vorderasien u. Nordafrika (nach M. Brusch vereinfacht und ergänzt von J. Büdel).
Linien gleicher Höhenlage der Schneegrenzfläche (Isochionen) von 250 zu 250 m (Zahlen in Dekametern) über dem heutigen Meeresniveau.
Ausgezogene Linien: durch benachbarte Schneegrenzbeobachtungen belegter,
gestrichelte Linien: durch Interpolation zwischen entfernteren Schneegrenzbeobachtungen gewonnener Isochionenverlauf.
Gekreuzte Linie: würmeiszeitliche + 10,5° Juli-Isotherme (reduziert auf heutiges Meeresniveau).
Fein-grob-punktierte Linien: Umrisse der größeren würmeiszeitlichen Gletscher- und Inlandeisgebiete.

Wir beginnen mit der *Depression der Schneegrenze;* diese war schon immer ein wichtiges Hilfsmittel zur Rekonstruktion des Eiszeitklimas, wenngleich sie bis heute noch keine ganz einheitliche Ausdeutung erfuhr (s. o.). Ihr wichtigster Zug ist jedenfalls, daß sie in sehr übereinstimmender Weise (d. h. in immer gleichem Sinne und auch mit sehr ähnlichen absoluten Beträgen) in allen Teilen der Erde auftritt: wir finden sie in den entsprechenden Höhengürteln über allen

Klimazonen von den Polen bis zum Äquator, sofern dort nur genügend hohe Gebirge vorhanden sind, um die Ablesung dieses auffälligsten eiszeitlichen „Klimathermometers" zu gestatten. Mit dieser Verbreitung kann die Schneegrenzdepression nur durch eine *allgemeine, primäre* Klimaänderung erzeugt worden sein. Diese Bedingung wird nur durch eine Temperaturänderung erfüllt, während die Änderungen eines so abgeleiteten Klimaelements, wie es die Niederschläge darstellen, niemals auf der ganzen Erde so gleichartig sein können[2]). Natürlich aber hatte die einheitliche *Temperaturerniedrigung*, die die Schneegrenze allgemein herabsetzte, auch Änderungen der *Niederschlagsverhältnisse* im Gefolge, die aber in den einzelnen Klimazonen verschiedenen Charakter tragen können und wohl auch getragen haben.

In einer soeben abgeschlossenen Dissertation hat meine Schülerin M. Brusch (1949) die Höhenlage der heutigen und der eiszeitlichen Schneegrenze erstmals flächenmäßig für ganz Europa, Vorderasien und Nordafrika zusammengestellt. Ihre Karten (in Fig. 2 und 3 etwas vereinfacht und ergänzt dargestellt) zeigen einen fast völlig parallelen Verlauf der beiden Flächen, die mit einem mittleren Abstand von rd. 1000 m sehr gleichmäßig zum Pol (d. h. im ganzen etwa nach NNW) abgedacht sind. Ein stärker gewelltes Auf und Ab zeigen diese Flächen nur von der Luv- zur Leeseite niederschlagsreicher Gebirge; hier macht sich also örtlich der sekundäre Einfluß stark vermehrter und dann wieder rasch abnehmender winterlicher Schneemengen geltend. Aber auch diese „Feinkräuselung" der sonst einheitlichen Flächen verläuft zur Eiszeit wie heute fast völlig parallel, ein Zeichen, daß das System der regenbringenden Winde im Zuge der allgemeinen Temperaturerniedrigung im ganzen Raum ziemlich unverändert blieb, wie schon Klute (1930), Louis (1934), A. Penck (1938) u. a. zeigten.

Die Isolinien der *heutigen* Schneegrenzflächen zeigen nun nach Brusch eine ganz auffällige Parallelität mit den (reduzierten) Juli-Isothermen. Das kann nicht überraschen, denn die Höhe der klimatischen Schneegrenzfläche ist ja an jedem Punkt eine Funktion der sommerlichen Schmelzwärme und diese wird eben weitgehend durch die Temperatur des wärmsten Sommermonats repräsentiert. So läuft beispielsweise der heutigen 1500-m-Schneegrenz-Höhenlinie die 14° Juli-Isotherme parallel, der 2000-m-Höhenlinie die Juli-Isotherme von 17 bis 18° und der 2500-m-Höhenlinie, die den Alpennordrand durchläuft, die Juli-Isotherme von 21 bis 22° (im Meeresniveau) usf., und das gleichmäßig vom äußersten ozeanischen Westen Europas bis zum hochkontinentalen Osten! Besonders interessant ist für uns die 10,5°-Juli-Isotherme, die bekanntlich ziemlich genau der polaren Waldgrenze entspricht. Sie folgt, wie Fig. 2 zeigt, von Südgrönland über Island und Nordnorwegen bis zum Nordural ziemlich genau der Schneegrenz-Höhenlinie von 1000 m!

Da nun, wie oben gezeigt wurde, die störenden Nebeneinflüsse der verschieden hohen Winterniederschläge auf die Höhenlage der Schneegrenzfläche zur Eiszeit sehr weitgehend dieselben waren wie heute, ziehe ich aus den geschilderten Verhältnissen den Schluß, daß damals *denselben Isolinien* der eiszeitlichen Schneegrenzfläche *dieselben Juli-Isothermen* (im Meeresniveau) parallel liefen, und zwar ebenfalls wieder ziemlich gleichmäßig vom ozeanischen Westen bis zum kontinentalen Osten des Erdteils. So erhält man, indem man nur für die Eiszeit wieder der 1500-m-Schneegrenz-Höhenlinie die 14° Juli-Isotherme, der 2000-m-Linie die 17 bis 18° Isotherme usw. zuordnet, aus der Karte der eiszeitlichen Schneegrenz-Höhenlinie *eine Karte der eiszeitlichen Juli-Isothermen*. Besonders interessiert uns wieder die sich so ergebende (reduzierte) eiszeitliche 10,5°-Juli-Isotherme, die parallel zur eiszeitlichen 1000-m-Schneegrenzlinie nunmehr von der Girondemündung aus am Nordrand des französischen Zentralplateaus und des Jura entlang über die Vogesen zum Nordschwarzwald und dann quer über das ostdeutsch-osteuropäische Tiefland in ost-nordöstlicher Richtung zum Mittelural führt (s. Fig. 3).

Aus dieser Linie kann man nun mit Hilfe der Orographie und des mittleren Reduktionsfaktors von 0,5° für 100 m mit ziemlicher Genauigkeit *die wirkliche eiszeitliche Juli-Isotherme von 10,5° rekonstruieren*, wie sie Fig. 4 darstellt. Diese geht an der Atlantikküste natürlich gleichfalls von der Girondemündung aus, umläuft aber dann auf französischem Boden den Südrand des Zentralplateaus und dringt auch im Rhonetal äußerstenfalls bis in die Gegend von Lyon nordwärts vor; zugleich umschließt diese Isotherme in isoliertem Verlauf die Pyrenäen und die höheren Gebirge der Iberischen Halbinsel. In ähnlicher Weise greift diese Linie auch im Bereich des Apennin und der dinarisch-balkanischen Gebirge weit nach Süden aus, rückt aber sonst unmittelbar an den Süd- und Ostrand der eiszeitlichen Alpen heran, stößt eben noch durch die Wiener Pforte bis zur Wachau und nach Südmähren hinein vor und umläuft dann das ganze Karpatensystem bis zum Oberlauf des Dnjestr. Hier biegt die Linie scharf ostwärts ab, umzieht im Bogen das Podolische Plateau und durchläuft, von dessen Nordrand von der Gegend von Schitomir aus in ziemlich gestrecktem ost-nordöstlichem Verlauf parallel zur reduzierten Isotherme (d. h. von Reliefunterschieden kaum mehr beeinflußt) das ganze osteuropäische Tiefland bis zum mittleren Ural. Hier biegt sie nochmals südwärts aus und zieht dann — hier nur noch schätzungsweise bestimmbar — etwa zwischen 57 und 59° N durch Westsibirien weiter nach Osten.

Diese Linie stellt den *nördlichsten* Verlauf dar, den die + 10,5°-Isotherme des Juli während der Würmeiszeit eingenommen haben dürfte; an ihr müssen wir also die *äußerste* Grenze erwarten, bis zu der hochstämmiger Baumwuchs in der Würmeiszeit jeweils vordrang[3]).

Als überraschendes Ergebnis zeigt sich aber nun, daß diese Linie in der Tat an allen Punkten, für die Untersuchungen vorliegen, sehr weitgehend mit der paläobotanisch gewonnenen polaren Baumgrenze der letzten Eiszeit übereinstimmt. So hat in Frankreich nach den neuesten Arbeiten von Cailleux (1942, 1945, 1947) sowie von Bastin und Cailleux (1941), über die C. Troll (1948) ausführlich referierte, geschlossener Wald nur in den südlichsten, heute vom Mediterranklima beherrschten Landesteilen, d. h. in Aquitanien und in der Provence bestanden (ebenso wie im benachbarten Katalonien), während nördlich davon das paläomorphologische (stärkste Auswehung,

[2]) Außerdem müßte, wie schon Brückner (1912) zeigte, eine mindestens doppelte bis dreifache allgemeine und gleichmäßige Vermehrung der Niederschläge auf der ganzen Erde eintreten, um die beobachtete eiszeitliche Schneegrenzdepression allein durch vermehrten Schneefall zu erzeugen. An vielen Stellen liegt heute zudem die eiszeitliche Schneegrenze in Höhen mit positiven mittleren Temperaturen des kältesten Monats von + 2 bis + 5°. Hier könnte also auch die größte Niederschlagszunahme keine Herabdrückung der Schneegrenze erzeugen (vgl. A. Penck, 1938 und Louis 1944)!

[3]) Dies ergibt sich daraus, daß, wie besonders Firbas (1939) zeigte, die Depression der eiszeitlichen Höhengrenze des Waldes in den Gebirgen des mittleren Europas noch größer war als die der Schneegrenze. Die wirkliche polare Waldgrenze könnte deshalb — ohne die im folgenden angeführten genaueren paläobotanischen Belege — allenfalls noch etwas südlich von der hier aus der Schneegrenzdepression abgeleiteten Linie angenommen werden, keinesfalls aber nördlich von dieser.

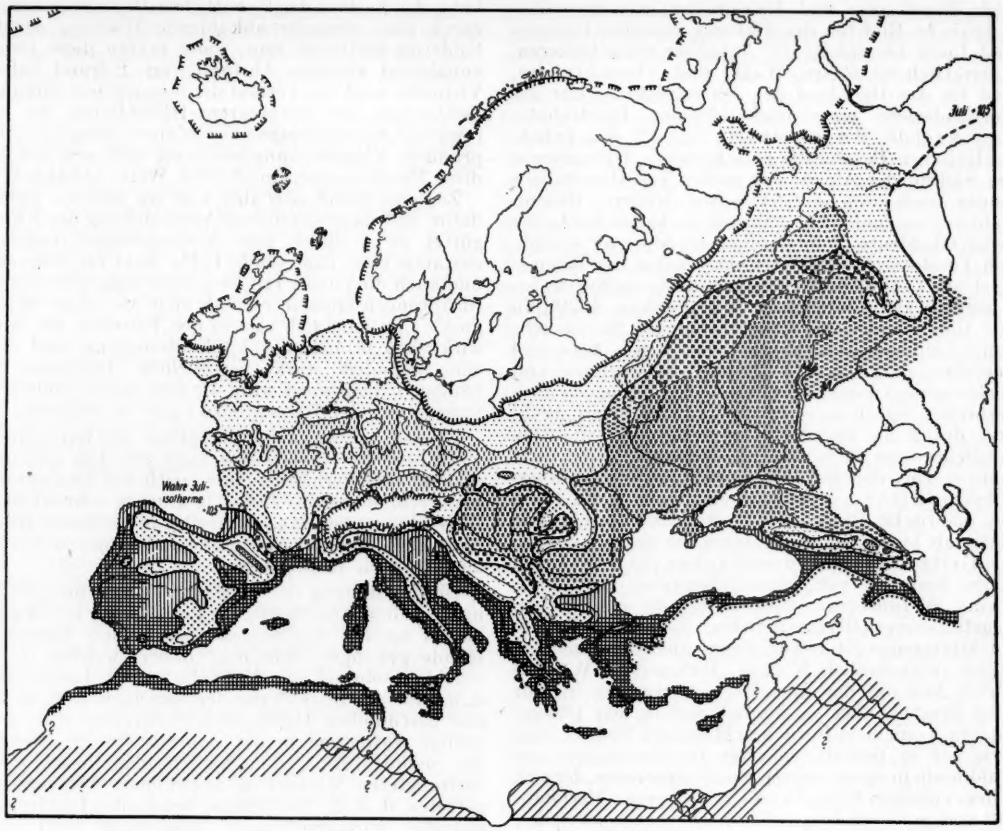
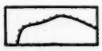
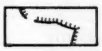


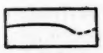
Fig. 4. *Die Klimazonen Europas zur Würmeiszeit.*



Eiszeitl. Küsten
(die Zähnung zeigt gegen das Wasser).



Landeis
(die Zähnung zeigt gegen das Eis).



Wahre Juli-Isotherme
+ 10,5° (= Baumgrenze).

Tundrenklimate
(mangelnde Sommerwärme verhindert Baumwuchs).

Steppenklimate
(Baumwuchs wegen Trockenheit zurücktretend).

Waldklimate
(voller Baumwuchs).

Frostschutt-Tundra.
Polnächste Tundrenzone oder höhere alpine Stufe nahe der Eisgrenze. Bei Vorhandensein von Lößtundra stets polwärts von dieser. Sehr lockere Bewachsung, stärkste Kryoturbation und Solifluktion, Auswehung überwiegt fast stets äolische Ablagerung.

Lößsteppe.
Gebiete geschlossener Lößdecken äquatorwärts der Baumgrenze. Dichte Kraut- und Grasvegetation mit senkrechten Stengeln (Lößstruktur!). Infolge Trockenheit wenig Baumwuchs (Gehölzpollen meist unter 15%). Viele Reste von Steppenpflanzen und -tieren.

Nichttropischer Wald ohne wärmelebende Arten.
Vornehmlich Kiefer, Birke, Weide; gelegentlich auch Lärche und Legföhre.

Lößtundra.
Gebiete geschlossener Lößdecken polwärts der Baumgrenze. Dichte Kraut- und Grasvegetation mit senkrechten Stengeln (Lößstruktur!). Kryoturbation, Solifluktion und Auswehung durch äolische Ablagerung übertönt. Vornehmlich in trockenen Becken, kein Analogon in der heutigen Arktis.

Löß-Waldsteppe.
Gebiete lückenhafter Lößdecken äquatorwärts der Baumgrenze. Neben der Kraut- und Grasvegetation der Steppe spielt Baumwuchs schon eine größere Rolle (Gehölzpollen rund 15—50%). Feuchte Randzonen der Lößsteppe, besonders mit Annäherung an Gebirge und an die polare Baumgrenze (Übergang in Waldtundra).

Nichttropischer Wald mit wärmelebenden Arten.
Außer Kiefer, Birke, Weide usw. insbesondere anspruchsvollere sommergrüne Laubhölzer.

Strauch- und Waldtundra.
Äquatornächste Tundrenzone oder tiefere alpine Stufe nahe der Baumgrenze. Bei Vorhandensein von Lößtundra stets äquatorwärts von dieser. Dichte Tundrenvegetation mit zahlreichen Holzgewächsen. Mäßig starke Kryoturbation, Solifluktion und Auswehung, keine äolische Ablagerung. Vornehmlich in feuchten Lagen.

Randzonen der Lößsteppe mit unbestimmtem Charakter.
Randzonen der Lößsteppe äquatorwärts der Baumgrenze ohne Lößdecken und — bisher — ohne Pollenfunde. Am feucht-ozeanischen Saum der Lößsteppe wohl einer Art Waldsteppe, am trocken-kontinentalen Saum der Lößsteppe wohl einer Art Wüstensteppe entsprechend.

Mediterrane Vegetation.

viele Windkanter und Eiskeilnetze) wie das paläobotanische Bild für das Tiefland zwischen Garonne und Loire bestenfalls die Annahme einer lockeren, subarktisch-arktischen Wald- und Strauchtundra, und für das Hochland des Zentralplateaus nur das Vorhandensein einer hocharktischen Frostschutttundra zuläßt. Weiter ostwärts lag nach dem pollenanalytischen Befund die entscheidende Klimagrenze am Südfuß der Alpen; der größte Teil Oberitaliens wurde noch von subarktischen Kiefer-, Birkenwäldern eingenommen, während im kalten hochgelegenen Oberdeutschland nördlich der Alpen ausschließlich Tundravegetation herrschte; selbst die Wärmeinsel am Ostfuß der Vogesen machte davon wahrscheinlich keine Ausnahme (vgl. Firbas, 1939). In den Donauländern war hochstämmiger Baumwuchs von subalpinem Charakter (Kiefer, Birke, Arve und Legföhre) in lockerer Verteilung (in Steppen und Waldsteppen) mindestens in ganz Niederungarn noch verbreitet (vgl. u. a. Soó, 1940 und Zolyomi, 1943) und drang an einzelnen bevorzugten Standorten möglicherweise auch noch bis Oberungarn und Südmähren vor, dagegen sicher nicht mehr bis Innerböhmen (Firbas, 1930) und erst recht nicht durch die mährische Pforte bis Oberschlesien. Sehr viel klarer als bisher sind jetzt durch die neuen Arbeiten von Gritschuk, Blagowechtchenski u. a. (1946), deren Kenntnis mir freundlicherweise Herr Prof. Gams in Innsbruck vermittelte, die eiszeitlichen Vegetationsverhältnisse in Osteuropa zu überschauen. Hochstämmiger Baumwuchs von subarktischem Charakter (vornehmlich Kiefern, Birken und Weiden) reichte hier mit der starken Sommerwärme in sehr hohe Breiten, aber — ähnlich wie in den Donauländern — nicht in Form geschlossenen Waldes, sondern nur in Gestalt isolierter Gehölzgruppen und Waldinseln in einem *ungeheuren Steppenraum*, der sich in dem zwischen Dnjepr und Ural gelegenen Meridianfeld vom pontisch-kaspischen Küstensaum im Süden fast genau bis zu der von mir aus den Schneegrenzverhältnissen erschlossenen + 10,5°-Juli-Isotherme nordwärts erstreckte. Wenn sich aber hier die klimatisch und pollenanalytisch nachgewiesene Grenzlinie des Baumwuchses ebenso wie in Mittel- und Westeuropa fast genau deckten, so darf dies wohl auch für das fehlende Zwischenstück zwischen dem oberen Dnjestr und dem oberen Dnjepr angenommen werden, aus dem mir bis jetzt keine paläobotanischen Belege bekannt geworden sind[4]). Beim Blick auf den gesamteuropäischen Raum stimmen somit die hier *auf ganz verschiedenen Wegen gewonnenen Ergebnisse so gut überein*, daß wir die oben abgeleitete eiszeitliche + 10,5°-Juli-Isotherme in der Tat in allen wesentlichen Zügen ihres Verlaufes mit der *äußersten polaren* (bzw. oberen) Baumgrenze zur Würmeiszeit gleichsetzen dürfen.

Die Gewinnung dieser entscheidenden Landschaftsgrenze macht nur durch ihren Verlauf und ihr Verhältnis zu anderen Erscheinungen eine Reihe weiterer Klimazüge des eiszeitlichen Europa bestimmbar. Im Westen, in Südfrankreich bleibt diese Grenze rd. 1000 km von der des nordischen Inlandeises entfernt, im Osten Mitteleuropas verringert sich diese Entfernung schon auf die Hälfte, während an der oberen Wolga beide Grenzen unmittelbar benachbart sind oder sich gar berühren. Unter solchen Umständen kann der Verlauf der eiszeitlichen Baumgrenze nicht durch eine sekundär abkühlende Wirkung des Inlandeises bestimmt sein, sonst müßte diese immer annähernd gleichen Abstand vom Eisrand halten. Vielmehr muß der Verlauf der eiszeitlichen Sommer-Isothermen, der Schneegrenz-Höhenlinien, des Eisrandes und der Baumgrenze von einer übergeordneten *primären Klimawirkung* bestimmt sein, von der alle diese Erscheinungen in gleicher Weise abhängen.

Zugleich bietet sich aber hier ein weiterer Beweis dafür, daß diese eiszeitliche Verschiebung der Klimagürtel nicht durch eine Niederschlagsvermehrung zustande kam. Eine solche hätte wohl die Eisgrenze und auch die polare Trockengrenze äquatorwärts zurückdrängen können, niemals aber die polare Baumgrenze! Es muß sich also in den Eiszeiten um einen wirklichen primären Abkühlungsvorgang, und zwar eine besonders starke *sommerliche Abkühlung* gehandelt haben, sonst wäre die sehr starke Südwärtsverlagerung der Baumgrenze nicht zu erklären.

Ebenso wie aus dem Verhältnis der Baumgrenze zur Eisgrenze ergeben sich auch aus dem nunmehr erkennbaren Verhältnis der eiszeitlichen Baumgrenze zur Verbreitung des *Lößes* in Europa sehr wichtige Aufschlüsse über das gleichzeitig herrschende Klima und seine räumliche Abwandlung, d. h. die zur Eiszeit herrschenden Klimazonen.

Die Entstehung des Lößes fällt nicht nur zeitlich in die kalten Abschnitte des Pleistozäns, sie ist auch kausal an die besonderen eiszeitlichen Klimaumstände geknüpft. Man muß dabei zweierlei unterscheiden: einmal die Entstehung des Lößstaubes, d. h. also die Auswehung der einzelnen Lößteilchen aus bestimmten Herkunftsgebieten und ihre zeitweilige Aufnahme in die Atmosphäre in zweitens die Sedimentation, den Niederschlag dieses windverfrachteten Staubes in bestimmten Ablagerungsgebieten, d. h. die Entstehung der großen Lößdecken. Gebiete vorherrschender Auswehung und vorherrschender Sedimentation waren dabei offenbar voneinander getrennt.

Herkunftsgebiete von großen äolischen Staubmassen können nur vegetationsarme oder vegetationsfreie Gebiete mit viel ständig neu aufbereitetem Feinmaterial und mindestens einer ausgesprochen trockenen Jahreszeit sein. An solchen Gebieten war bei der großen Ausdehnung von Tundrenklimaten im eiszeitlichen Europa sicher kein Mangel. Schon seit langem hat man die nur bei der frühsommerlichen Schneeschmelze stark überfluteten, in den übrigen Jahreszeiten — insbesondere auch im Hoch- und Spätsommer — aber weithin trockenliegenden schotter- und sanderfüllten Talsohlen der Eiszeitflüsse als solche Stammräume des Lößstaubes betrachtet[5]).

Allein aus den schmalen Streifen dieser Flußbetten war jedoch die Entstehung der gewaltig ausgedehnten eiszeitlichen Lößdecken schwer zu erklären. Hier bieten nun die Ergebnisse Dückers (1937) neue Möglichkeiten. Er wies nach, daß die für den Löß so charakteristischen Korngrößen von 0,2 bis 0,02 mm nicht nur in den eiszeitlichen Flußschottern vorkommen, sondern auch in der Feinerde von Solifluktionsböden stark vorherrschen. Ein sehr großer, vielleicht sogar der überwiegende Teil des eiszeitlichen Lößes dürfte daher durch die unmittelbare Auswehung aus Frostböden entstanden sein. Damit stehen für das

[4]) Nach Gross (1937) und Firbas (1947) wurde das Gebiet der Pripet-Polessje sogar in der spätglazialen jüngeren Tundrenzeit noch einmal völlig waldfrei, so daß dies natürlich erst recht in der Hochwürmeiszeit der Fall gewesen sein muß. Damit können auch die von Szafer und seinen Mitarbeitern (1939) auf Grund eines nicht sehr überzeugenden Analogieschlusses für das würmeiszeitliche Oberweichselgebiet angenommenen äußersten Waldvorposten günstigenfalls auf einige ganz isolierte Waldtundrenvorkommen etwa in der Gegend von Sandomir beschränkt gewesen sein.

[5]) Gegenüber A. Penck (1938), der an eine winterliche Abwehung des Lößstaubes aus diesen Schotterbetten dachte, hat schon Grahmann (1932) mit Recht betont, daß diese Auswehung vornehmlich im Sommer erfolgt sein müsse, der damals bei dem steileren Sonnenstand viel trockener gewesen sein muß als im ozeanischen Tundrenklima unserer heutigen Arktis. Im Winter hat teils die Feuchtigkeit, teils die als sehr stabil anzusehende Schneedecke die Auswehung behindert; in Einzelfällen kann natürlich diese Auswehung in den Trockenperioden aller Jahreszeiten erfolgt sein.

eiszeitliche Europa nun eine Reihe großer, geschlossener Lößherkunftsgebiete zur Verfügung, die vor allem auch die ausgedehnten und mächtigen Lößdecken der unteren Donauländer und der Ukraine viel besser zu erklären vermögen.

Bei der weiten Verbreitung dieser Herkunftsgebiete muß man annehmen, daß der Löß damals durch ganz Europa verweht wurde und daß bei stürmischen und zugleich trockenen Wetterlagen (wie bei den Staubstürmen der heutigen Wüsten) die Atmosphäre überall mit Lößstaub erfüllt war. Dennoch finden wir die *sedimentäre Ablagerung* dieses Staubes, die Entstehung großer geschlossener Lößdecken nur auf bestimmte, deutlich umgrenzte Räume des eiszeitlichen Europa beschränkt. Offenbar waren diese Gebiete von ganz besonderer, und zwar deutlich *anderer* klima-morphologischer Struktur, als die Lößherkunftsgebiete. Nach der Art der Lößsedimentation und nach der Natur der Gebiete, in denen heute noch Löß zur Ablagerung gelangt, läßt sich auch diejenige der eiszeitlichen Lößbildungsgebiete mit einiger Sicherheit rekonstruieren.

Es müssen dies einmal Gebiete mit geringeren Bodenbewegungen, d. h. also in unserem Falle mit nur schwacher oder ganz fehlender Kryoturbation und Solifluktion gewesen sein, da sonst der abgelagerte Lößstaub ja sofort mit den übrigen Bodenbestandteilen vermischt oder einfach abgeschwemmt worden wäre. Die zweite Voraussetzung ist eine dichte, geschlossene Pflanzendecke, da ohne eine solche der Lößstaub ebenfalls sogleich wieder ausgeweht bzw. verschwemmt worden wäre und nicht festgehalten werden konnte. Eine weitere Vorbedingung ist ein ziemlich trockenes Klima, da sonst zugleich mit der Ablagerung auch eine Entkalkung und Verlehmung des Lößes eingetreten wäre. Der letztere Zug stimmt gut mit der steppenartigen Natur des Pflanzenkleides überein, das wir auch aus anderen Gründen hier voraussetzen müssen: nur ein dichter Gras- und Krautwuchs mit vielen senkrechten Halmen und Stengeln konnte, wie schon oft mit Recht betont wurde, die auffällige senkrechte Struktur erzeugen, die dem Löß eigentümlich ist. Baumwuchs fehlte oder war nur auf kleine Waldinseln beschränkt; im Walde gelangt ja mit dem herbstlichen Laub- oder Nadelfall alljährlich eine deutlich horizontale Grenzschicht in ein etwa auf dem Waldboden sich bildendes äolisches Sediment, ein solches könnte also unter einem Walddach — sofern dort seine Bildung überhaupt möglich ist — nur eine deutlich *horizontale*, aber keine senkrechte Struktur annehmen. Damit stimmt überein, daß schon der in einer lockeren Waldtundra gebildete isländische Moldlöß nach Grahmann (1939) eine deutliche horizontale Struktur zeigt. Jede Fallaubdecke hält außerdem die Feuchtigkeit besonders lange fest und würde so neben der ohnehin schon vorauszusetzenden humiden Natur jedes Waldklimas die Entkalkung und Verlehmung des Lößes noch besonders gefördert haben. Aus allen diesen Gründen hat man ja für die Lößbildung stets ein relativ trockenes, steppenartiges Klima vorausgesetzt, während die zwischen verschiedenaltrigen Lößdecken auftretenden Verwitterungs- und Verlehmungshorizonte („Laimenzonen") einem feuchten interglazialen Waldklima zugeschrieben wurden. Baumwuchs kann hier nur in so lockerer Weise vorhanden gewesen sein, daß sich kein geschlossener Fallaubteppich bilden konnte.

Das auf diese Weise für die Löß-Sedimentationsräume erschlossene Bild einer dicht bewachsenen Gras- und Krautflur mit schwächerer oder ganz zurücktretender Frostbodenbewegung, trockenem Klima und fehlendem oder nur sehr lockerem hochstämmigen Baumwuchs kann heute immerhin auch schon durch eine Reihe paläontologischer Zeugnisse belegt werden. Seit langem schon wurde die deutlich steppenhafte Natur der typischen eiszeitlichen Lößfaunen, insbesondere die zahlreichen Steppennager des Lößes, in diesem Sinne gedeutet. Von zwei Seiten her haben aber jetzt auch paläobotanische Funde zu demselben Ergebnis geführt. In Mitteleuropa hat Firbas (1939) schon früher aus dem Überwiegen der Waldgrenz- über die Schneegrenzdepression auf eine größere Trockenheit des Eiszeitklimas gegenüber dem heutigen geschlossen. Diese Vermutung wird jetzt dadurch bestätigt, daß er in mehreren süddeutschen Pollenspektren an der Basis des Spätglazials im Umkreis der großen Lößgebiete des Oberrhein- und des Alpenvorlandes sehr hohe Anteile von Artemisiapollen fand (Firbas 1948). Sie machen in dieser schon spätglazialen „älteren Tundrenzeit" noch bis zu 20% der gesamten Pollenmenge aus, gehen dann mit der ersten stärkeren Wiederbewaldung in der Allerödzeit auf unter 3% zurück, um in der jüngeren Tundrenzeit dann nochmals bis auf fast 8% anzuschwellen, bevor sie mit dem Eintritt der postglazialen Wärmezeit fast ganz verschwinden. Nach freundlichen Angaben von Herrn Prof. Firbas kann es sich dabei auch nicht nur um Spuren derjenigen Artemisiaarten handeln, die auch in der heutigen arktischen Tundra noch vorkommen, denn diese vermögen sich in den Pollenspektren der heutigen Tundrengebiete, besonders nach den Ergebnissen von Werner (1947) in Labrador nur mit ganz geringen Pollenanteilen von weit unter 1% bemerkbar zu machen. Die so sehr viel höheren Artemisiaanteile in den eiszeitlichen Pollenspektren können daher wohl nur durch einen stärkeren Anteil anderer, trockenheitsliebender Artemisiaarten in der damaligen Tundrenvegetation Mitteleuropas erklärt werden.

Noch eindeutiger sind die Zusammenhänge zwischen Lößbildung und Steppenvegetation in Osteuropa zu erkennen. Im geschlossenen südlichen Teil des großen osteuropäischen Lößgebietes fand Gritschuk (1946) überall Pollenspektren, die mit meist nur 10 bis 15% und stets unter 30% Gehölzpollenanteilen für die Zeit der würmeiszeitlichen Lößbildung eine reine Steppenvegetation belegen. In einer nördlichen Randzone dieses Steppengebietes, die sich von Tschernigow am oberen Dnjepr über Moskau bis zur oberen Wolga zwischen Pljoss-Kostroma und der Wetlugamündung erstreckt (und sich in einem schmalen Streifen vermutlich noch ostwärts bis zum Ural in der Gegend von Ufa fortsetzt) fand er dagegen deutliche Waldsteppenspektren mit schon 15—50% Gehölzpollen, aber immerhin noch einem allgemeinen Überwiegen der Nichtbaumpollen, insbesondere von Steppengräsern und Artemisiaarten, so daß auch hier die Waldinseln noch recht begrenzt gewesen sein müssen. Vergleicht man nun die Lage dieses Waldsteppengürtels mit einer Karte der Lößverbreitung (Grahmann 1932; Großer Sowjetatlas 1935), so sieht man, daß er sich weitgehend mit jener Übergangszone deckt, in der das große geschlossene Lößgebiet im Süden Osteuropas sich allmählich ausdünnt und immer lückenhafter wird, um so schließlich in die lößfreien Grundmoränenplatten des nördlichen Rußland überzugehen. Stärkerer Baumwuchs und schwächere Lößbildung gingen also hier Hand in Hand. Nördlich der äußersten Lößvorkommen ging nach Gritschuk die Waldsteppe allmählich in ein Gebiet der Waldtundra über, und zwar an einer Linie, die, wie schon gesagt, fast genau mit derjenigen übereinstimmt, die wir oben als die polare eiszeitliche Baumgrenze abgeleitet haben.

Aus alledem ergibt sich, daß das in Osteuropa zwischen Kaukasus und Ural breit ansetzende und sich dann westwärts durch die Donauländer, Mitteleuropa und Nordfrankreich bis zu seiner Spitze in der Bretagne keilförmig verschmälernde *große europäische Lößgebiet* als Ganzes mit einem *einheitlichen steppenartigen Vegetationsgürtel* während der Eiszeit zusammenfiel. Dieses Lößgebiet wurde in seinem Mittelteil, auf einer etwa von Wien nach Schitomir verlaufenden Linie, von der damaligen *polaren Baumgrenze* gekreuzt. Polwärts (in diesem Fall nördlich und nordwestlich) von dieser Linie fehlte diesem Lößgebiet jeder Baumwuchs auf Grund der zu niedrigen Sommerwärme; äquatorwärts (d. h. hier östlich und südöstlich dieser Linie) trat der Baumwuchs wegen zu geringer — insbesondere sommerlicher — Niederschlagsmengen sehr weitgehend zurück. So kam ich im Bereich des großen eiszeitlichen Lößgürtels zur Unterscheidung der „*Lößtundra*" polwärts und der „*Lößsteppe*" äquatorwärts der ehemaligen Baumgrenze. Ungeachtet der Tatsache, daß in der „Lößsteppe" immerhin ein spärlicher Baumwuchs und eine reichere Gras- und Krautvegetation vorhanden war, müssen aber beide Zonen im gesamten Vegetationscharakter sehr verwandt gewesen sein und ein durchaus ähnliches, in seinen klimamorphologischen Zügen jedenfalls völlig übereinstimmendes Landschaftsbild geboten haben.

(Schluß folgt.)

Eingegangen am 21. Dezember 1948.

Totale Keimblattchimären bei Triton.

Von Otto Mangold,

Forschungsinstitut Heiligenberg/Bodensee.

Inhaltsübersicht.

1. Material und Methode.
2. Lebensdauer der Chimären.
3. Äußere Erscheinung, Wachstum, Metamorphose.
4. Die Breitenentwicklung des Vorderkopfes; Synophthalmus und Cyclopie.
5. Entwicklung des Entoderms der Chimären (Kiemenbildung, Situs viscerum).
6. Entwicklung der Geschlechtsorgane.
7. Literaturverzeichnis.

Mit dem der griechischen Mythologie entstammenden Begriff „Chimären" bezeichnen wir bei Pflanzen und Tieren die Vereinigung von Teilen verschiedener Rassen und Arten in einem Individuum. Sie wurden von der experimentellen entwicklungsgeschichtlichen Forschung durch Pfropfung oder Transplantation seit langem in großer Zahl hergestellt und bieten ein ausgezeichnetes, ja unentbehrliches Mittel zur Analyse der Entwicklung der Organismen. Fragen der verschiedensten Art wurden und werden durch die experimentelle Herstellung von Chimären gelöst. Im Jahre 1936 konnte ich in dieser Zeitschrift (24. Jg. H. 48, S. 753ff.) unter dem Titel „Experimente zur Analyse der Zusammenarbeit der Keimblätter" unter anderem kurz über eine neue Form von Chimären bei unseren Molchen Triton taeniatus, alpestris und cristatus berichten. Bei diesen war im 4 Tage alten Keim das gesamte Ektoderm und Mesoderm einer Art kombiniert worden mit dem ganzen Entoderm einer zweiten, so daß Larven entstanden, deren entodermale Organe, also Kiemendarm, Magen, Leber Bauchspeicheldrüse und Darmtraktus, einer fremden Art entstammten. Diese Versuche wurden in den folgenden Jahren an den Zoologischen Instituten Erlangen und Freiburg i. Br. weitergeführt, und es soll hier über einige charakteristische Ergebnisse berichtet werden. Die histologische Untersuchung steht großenteils noch aus.

1. Material und Methode.

Zum Versuch wurden frühe Neurulen vom Alpenmolch (Triton alpestris), Streifenmolch (Triton taeniatus) und Kammolch (Triton cristatus) verwendet (Fig. 1). Diese sind, wie bekannt, von ellipsoider Form und haben einen größten Durchmesser von etwa 1,5 — 2,3 mm. Die Neurulen von taen. sind beträchtlich kleiner als die von alp. und diese wiederum kleiner als die von crist. Außerdem sind sie in ihrer Färbung verschieden, indem die von taen. und alp. in wechselnder Intensität hell- bis dunkelbraun gefärbt sind und die von crist. beinah gar kein Pigment zeigen. Größe und Färbung sind wichtig für die Operation; die Größe, weil ein kleines Entoderm leichter in den Ekto- und Mesodermmantel implantiert werden kann, die Färbung, weil sie die saubere Trennung von Meso- und Entoderm erleichtert.

Bei dem Experiment werden an einer Neurula (Fig. 1a) auf der Höhe ihres größten queren Durchmessers mit einem flachen, ringförmigen Schnitt die beiden äußeren Keimblätter Ekto- und Mesoderm durchschnitten und zuerst das Ektoderm und Mesoderm der kaudalen Hälfte, dann das der cephalen vom Entoderm abgezogen. Dies macht bei der caudalen Hälfte keine besonderen Schwierigkeiten, da das Entoderm nur beiderseits der dorsal-median gelegenen streifenförmigen Chorda mit einer lockeren Naht am Mesoderm festgeheftet ist, hier sauber abgetrennt werden kann und da es sich auch sonst gut vom Mesoderm ablöst. In der cephalen Hälfte sind dagegen die Verhältnisse etwas schwieriger (Fig. 1e). Hier setzt sich die Chorda in den Medianstreif (Mst.) bis zum vorderen Rand der Medullarplatte (Mpl.) fort, um dann in die vordere Wand des Entoderms einzumünden. Beiderseits vom Medianstreif liegt innen das dünne praechordale Entoderm (pr. Ent.) und über diesem das praechordale Mesoderm (pr. Mes.). Dieses bildet eine feine, ziemlich lockere Lage von Zellen, die nach cephal allmählich auskeilt[1]). Beim Ablösen des Ekto- und Mesodermmantels muß das cephal und cephal dorsolateral ziemlich dünne Entoderm vom Mesoderm losgelöst und vom Medianstreif lateral und cephal (unter dem Querwulst der Medullarplatte) mit Glasnadel und Haarschlinge abgeschnitten werden. Auch die Loslösung von der cephalen praesumptiven Epidermis ist nicht immer ganz einfach. Schließlich hat man ein reines Entoderm (Fig. 1b), das einen ziemlich kompakten ellipsoiden Körper darstellt, in den dorsal-median eine keulenförmige, mit ihrem dicken Teil vornliegende Rinne eingelassen ist. Dieses Entoderm wird als Transplantat bereitgelegt. Die Rinne gestattet eine sichere Orientierung.

[1] Zur Nomenklatur ist zu bemerken, daß hier wie 1936 die gesamte praechordale Unterlagerung der vorderen Gehirnplattenhälfte als „praechordale Platte" bezeichnet wird. Ihr „Medianstreif" entspricht der praechordalen Platte von Vogt (1929) und Adelmann (1932); die Bezeichnungen „praechordales Mesoderm" und „praechordales Entoderm" sind nicht mißverständlich.

Einer zweiten Neurula wird rechts die Epidermis und das darunterliegende dünne Mesoderm kreuzförmig durchschnitten (Fig. 1c). Dann wird das Entoderm allmählich aus dem Ekto- und Mesodermmantel herausgelöst und dabei besonders darauf geachtet, daß an den seitlichen Chordarändern keine Entodermzellen hängenbleiben und daß in der praechordalen Platte der Medianstreif und das praechordale

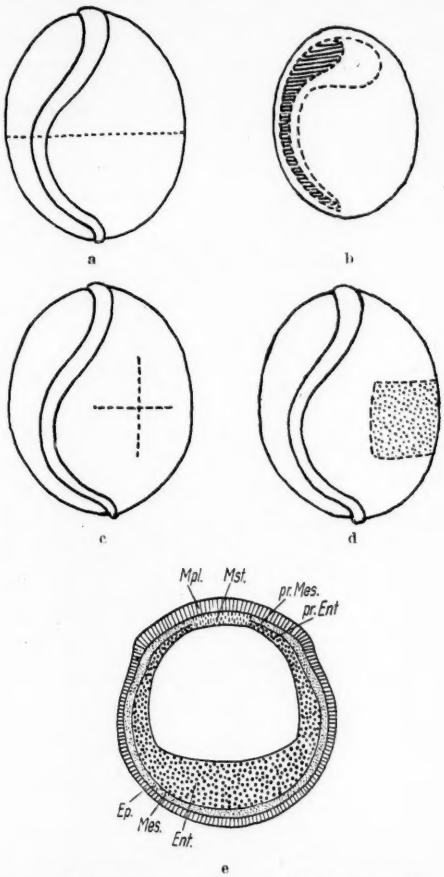


Fig. 1a—e. Schemata zur Operation. — a) Entodermspender. Neurula von rechts. Ekto- und Mesodermmantel wird ringförmig durchschnitten und nach cephal (in Fig. oben) und caudal (in Fig. unten) abgezogen. — b) Freies Entoderm der frühen Neurula von rechts. — c) Spender des Ekto- und Mesodermmantels. Neurula von rechts. Ekto- und Mesodermmantel kreuzförmig durchschnitten, Entoderm herausgelöst und dafür Entoderm b) eingesteckt. — d) Epidermisspender. Neurula von rechts. Ventro-laterale Epidermis entnommen (punktiert) und nach Bedarf in klaffende Wunde von c) implantiert. — e) Schräger Frontalschnitt durch Neurula von dorsocephal nach ventrocaudal zeigt Unterlagerungsverhältnisse der vordersten Medullarplattenbezirke (praechordale Platte). Ent. Entoderm; Ep. Epidermis; Mes. Mesoderm; Mst. Medianstreif; Mpl. Medullarplatte; pr. Ent. praechordales Entoderm; pr. Mes. praechordales Mesoderm.

Mesoderm im Ekto- und Mesodermmantel verbleiben. Durch diese Operation wird der kreuzförmige Schnitt beträchtlich erweitert, so daß das bereitgelegte Entoderm des ersten Keims (Fig. 1b) in der gewünschten Orientierung eingeschoben werden kann. Nach seiner Implantation werden die Ränder des Ekto- und Mesodermmantels wieder zusammengeschoben und durch eine aufgelegte Glasbrücke bis zur Verheilung zusammengehalten.

Häufig und besonders bei der Verwendung eines großen Entoderms klaffen nach der Implantation die Ränder weit auseinander, so daß eine direkte Verheilung nicht erwartet werden kann. In diesen Fällen wird die Lücke durch ein zweckmäßig ausgeschnittenes Stück der praesumptiven Rumpfepidermis einer dritten Neurula (Fig. 1d) geschlossen und dieses bis zur Verheilung durch eine Glasbrücke leicht festgepreßt.

Das Experiment wurde im ganzen 56mal durchgeführt (s. Tab. 1). Meist lieferte die taen.-Neurula das Entoderm und die alp.-Neurula den Ekto- und Mesodermmantel (Oper. A, D, E). Bestimmend waren dabei die günstigen Größenverhältnisse und die gute Unterscheid- und Trennbarkeit des Entoderms. Seltener wurde auch die Kombination crist.-Entoderm in alp.-Ecto- und Mesodermmantel gewählt (Oper. B) und noch seltener die Kombination alp.-Entoderm in crist.-Ekto- und Mesodermmantel (Oper. C). Diese beiden Kombinationen wären für manche Fragen sehr geeignet; sie wurden aber wegen ihrer besonderen Schwierigkeiten zurückgestellt. — Bei den meisten Operationen wurde das Entoderm in normaler Lage implantiert (Bezeichnung nach Harrison aa, dd; Oper. A, B, C). In 9 Fällen wurde es mit invers gelagerter Dorsoventralachse wieder eingepflanzt (aa, dv; Oper. D) und in 6 Fällen wurde sowohl die Anteroposterior-Achse als auch die Dorsoventral-Achse invertiert (ap, dv; Oper. E).

2. *Lebensdauer der Chimären.*

Die Larven mit normal gelagertem Entoderm wurden soweit als möglich aufgezogen. Das erreichte Alter ist in der Tab. 1 übersichtlich dargestellt. Fixiert wurde, wenn das Tier anfällig erschien und mit seinem baldigen Tode zu rechnen war. Nach Ausscheidung der früh gestorbenen und daher unbrauchbaren Fälle wurden drei Altersgruppen unterschieden: 1. Larven, die nach 12—30 Tagen fixiert wurden; das sind Larven, die das Stadium der Nahrungsaufnahme nicht erreichten oder so schlecht fraßen, daß die Weiterzucht aussichtslos erschien. 2. Larven, die nach 31—90 Tagen fixiert wurden. Diese hatten wohl Nahrung aufgenommen und die älteren von ihnen waren auch an Land gegangen, d. h. sie hatten die Metamorphose durchgeführt, aber sie waren als Landtiere nicht mehr recht weitergekommen. Die 3. Gruppe mit 91—635 Tagen bilden schließlich Tiere, die auch als Landformen gut weiterlebten.

Die lebensfähigsten Tiere ergab die Oper. A, bei der das taen.-Entoderm in normaler Orientierung in einen alp.-Ekto- und Mesodermmantel implantiert worden war. Von 28 Keimen waren 2 unbrauchbar, 15 wurden 12—30 Tage alt, 4 je 31—90 Tage und 7 mehr als 91 Tage. 11 hatten also reichlich Nahrung aufgenommen und 6 (7 minus 1) hatten auch metamorphosiert und als Landtiere gut gelebt. In der ältesten Gruppe finden wir je 1 Tier mit 120, 161, 233, 246, 431 und 635 Tagen Lebensdauer. Das älteste war also rund 21 Monate alt geworden. 1 Tier dieser Gruppe war auf dem Larvenstadium stehen-

Tab. 1. *Übersicht über die verschiedenen Operationen, die Anzahl der operierten Keime und das von diesen erreichte Alter. — aa Kopf-Schwanz-Achse (Anterior-Posterior-Achse) normal, ap invertiert gelagert. — dd Dorsoventral-Achse normal, dv invertiert gelagert.*

	Operation			insges. oper.	unbrauchbar	fixiert nach — Tagen		
	Entod. in	Ectod. + Mesod.	Orient.			12—30	31—90	91—635
A	taen. in alp.		aa, dd	28	2	15	4	7
B	crist in alp.		aa, dd	12	4	7	1	—
C	alp. in crist.		aa, dd	1	—	1	—	—
D	taen. in alp.		aa, dv	9	3	6	—	—
E	taen. in alp.		ap, dv	6	—	6	—	—

geblieben (*Neotenie*), hatte ausgezeichnet gefressen, war sehr gut gewachsen und ist schließlich, 246 Tage nach der Operation, 61 mm lang, einer Verpilzung zum Opfer gefallen.

Weniger günstig waren die Ergebnisse bei der Kombination alp. plus crist. (Oper. B und C). Von insgesamt 13 operierten Tieren fielen 4 schon bald nach der Operation als unbrauchbar aus; 8 erreichten ein Alter von 12 bis 30 Tagen und 1 ein solches von 33. Dieses ungünstige Ergebnis ist sehr wahrscheinlich durch die große Empfindlichkeit des crist.-Materials bedingt.

Die Keime der Oper. D und E, bei denen das Entoderm in abnormer Orientierung implantiert wurde, sind nur bis zum Abschluß der Darm-Differenzierung und nicht auf Lebensdauer gezüchtet worden. Manche Chimäre der Oper. D hätte wohl länger leben können. Die der Oper. E mußten aber etwa 30 Tage nach der Operation spätestens eingehen, da ihr Darm so starke Störungen aufwies, daß keine Nahrung aufgenommen werden konnte.

3. *Äußere Erscheinung, Wachstum, Metamorphose.*

Die äußere Erscheinung, das Wachstum und die Metamorphose der Keimblattchimären werden im wesentlichen von der Art des Ekto- und Mesodermmantels bestimmt. Von der Operation bis zum erwachsenen Tier liegen Beobachtungen in der Kombination alp.-Ekto- und Mesodermmantel und taen.-Entoderm bei normaler Orientierung des Entoderms vor. — Die späten Embryostadien sind etwas schlanker und kürzer als die gleichalten alp.-Kontrollen und etwas länger als die von taen. Im frühen Larvenstadium gleicht sich der Unterschied gegen die alp.-Kontrollen weitgehend aus und Messungen haben gezeigt, daß die Keimblattchimären ungefähr ebenso schnell wachsen wie die alp.-Kontrollen und deutlich schneller als die von taen. (Fig. 2). Die Metamorphose wurde von den Chimären etwa 10 Tage nach den taen.-Kontrollen und etwa gleichzeitig mit den alp.-Kontrollen durchgeführt. Dabei waren die taen.-Kontrollen 32—33 mm, die Chimären 37—43 mm und die alp.-Kontrollen 40—45 mm lang. In der weiteren Entwicklung blieben die taen.-Kontrollen im Wachstum stark zurück, während die Chimären, wohl auch infolge der besonders aufmerksamen Pflege, kaum kleiner blieben als die alp.-Kontrollen. Überraschend war dabei, daß deutlich wahrnehmbare Defekte im Kiemenbereich, über die weiter unten noch berichtet wird, gut überstanden werden konnten. Die oben schon erwähnte neotenisch gebliebene Chimäre wuchs — wahrscheinlich infolge der günstigeren Aufzuchtbedingungen im Wasser — deutlich besser als die metamorphosierten Chimären und als die Mehrzahl der alp.-Kontrollen.

Fig. 2a—c. 3 Larven von Triton 16 Tage nach Operation von dorsal. — a) Taen.-Kontrolle — b) Keimblattchimäre 1936, L 147 aus alp. — Ectoderm und Mesoderm und taen. Entoderm; linke Kiemenregion schwächer als rechte und 2 statt 3 Kiemenstämmchen. — c) alp. — Kontrolle. — Chimäre von b wurde 44 Tage nach Oper. fixiert. Ihr Situs viscerum war normal.

Form und Pigmentierung der Larven entsprachen in jedem Stadium denen von alp. Die älteren chimären Larven besaßen wie die älteren alp.-Larven einen ziemlich stumpfen Schwanz und ihre Melanophoren waren in derben Brocken ziemlich gleichmäßig, aber vom Kopf bis zur Schwanzspitze zunehmend, über den Körper verteilt (abgesehen von der hellen Bauchseite). Dabei konnte in extremen Fällen das hintere Ende des Schwanzflossensaumes nahezu vollständig schwarz-braun konturiert sein. Die entsprechend alten taen. Larven waren deutlich verschieden. Ihre speziellen Färbungscharaktere konnten bei den Chimären nicht beobachtet werden.

Habitus und Wachstum wurden auch bei den metamorphosierten Tieren von dem Ekto- und Mesodermmantel bestimmt. Dabei vollbrachte das Taen.-Entoderm offenbar eine übernormale Leistung, um das starke alp.-Wachstum möglich zu machen. Bei der Färbung der geschlechtsreifen Tiere ist auch die verschiedene Brunstfärbung der Männchen und Weibchen von Bedeutung. Beide folgten bei unseren Chimären dem alp.-Typus, wie die am längsten lebende Chimäre zeigt, deren Entwicklung nunmehr an Hand der Protokollangaben genauer beschrieben werden soll.

Die *Keimblattchimäre 1936, L 150*, war am 28. Mai, 1936 operiert worden. Der Ekto- und Mesodermmantel stammte von einer alp.-Neurula mit eben deutlichen Medullarwülsten, das Entoderm von einer taen.-Neurula mit schön erhobenen Wülsten. Zur Bedeckung der Wunde wurde ortsentsprechende Epidermis einer zweiten alp.-Neurula verwendet, so daß der Gesamtbestand an Epidermis etwa $^5/_4$ des normalen war. Die embryonale Entwicklung zeigte keine Besonderheiten. Die Larve wies beiderseits nur zwei Kiemstämmchen auf, die wohl dem ersten und zweiten normalen entsprachen. Sie waren zudem anfangs zu schwach, erfuhren aber bald eine sehr schöne Ausgestaltung. Form und Pigmentierung der Larve waren typisch alp. 18 Tage nach der Oper. wurde die erste Nahrung aufgenommen und der Situs viscerum als normal festgestellt. Die Futterannahme war bis zur Fixierung sehr gut. Das Wachstum hielt stets Schritt mit dem der alp.-Kontrollen. 79 Tage alt ging die Chimäre, 43 mm lang, an Land, ziemlich gleichzeitig mit den etwa gleichgroßen alp.-Kontrollen. Im Alter von 269 Tagen hatte sie 61 mm Länge erreicht, die weibliche alp.-Kontrolle 64 mm und die taen.-Kontrolle nur 41 mm (wohl abnorm wenig). Die Chimäre war etwas gedrungener und dicker als ihre alp.-Kontrollen. Wegen einer Verpilzung mußte ihr das letzte Schwanzdrittel abgeschnitten werden, das weiterhin gut regenerierte. Auch eine Hautinfektion durch Erdnematoden wurde glücklich überstanden. Ungefähr mit dem 1. Februar 1938 trat bei dem nun

616 Tage alten Tier eine schwere Krise auf. Es wollte nicht mehr recht fressen und häutete sich vielfach, offensichtlich unter Schwierigkeiten. Die Färbung zeigte Merkmale der Brunst ähnlich wie eine männliche alp.-Kontrolle. Da das Tier sich nicht mehr erholen konnte, wurde es am 23. 2. 1938, also 635 Tage nach der Operation abgetötet, seziert und für die weitere Verarbeitung fixiert.

Die Fig. 3a—c zeigt die Chimäre von dorsal, rechts

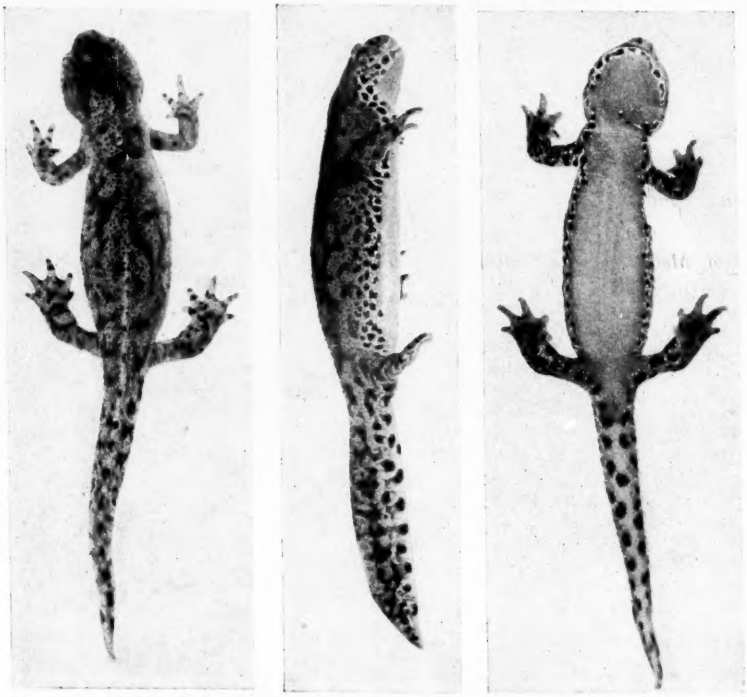


Fig. 3a—c. Keimblattchimäre. 1936 L 150, 635 Tage alt; bestehend aus Ektoderm und Mesoderm von Triton alpestris und Entoderm von Triton taeniatus. — a) dorsale b) rechte, c) ventrale Ansicht. Hermaphrodit, Weibchen mit schwacher männlicher Brunstfärbung. Sektionsbefund s. Fig. 4 und 5.

nd ventral. Sie war etwas kleiner und gedrungener als normale Wildtiere. Ihr Kopf war von dorsal gesehen nahezu kreisrund, also wesentlich kürzer als normal und zwar infolge der zu kurzen Entwicklung der Gehör- und Hinterhauptsregionen. Zudem war die rechte Backe etwas schwächer als die linke. Die Extremitäten zeigten zum Rumpf, unter sich und in ihren Abschnitten normale alp.-Proportionen. Der Schwanz war infolge der noch unvollkommenen Regeneration ein wenig zu kurz. Die Kloake war klein, wie sie für Weibchen charakteristisch ist. Sie zeigte auch keinerlei Brunsterscheinungen, d. h. keine Rosettenbildung und keine starke Durchblutung. Die Struktur und Pigmentierung der Haut war typisch alp. Über den Rücken zog median ein gelber Streif, der über dem Becken und der Schwanzbasis perlschnurartig schwarz punktiert war. Der Rücken und die Seiten zeigten olivgrüne und olivgraue Flecken in einem auffallend unregelmäßigen Muster. Kopf, Hals und Rumpf wiesen ventrolateral eine lebhafte, leopardenartige Färbung mit silbrigem Grund und schwarzer Fleckung auf (Leopardenstreif). Zudem zeigte die Haut ventrolateral einen silbrigen bläulichen Ton (Blausilberstreif). Schließlich war die Ventralseite des Kopfes, des Halses und des Rumpfes einheitlich orangegelb gefärbt. — Die Färbung war offensichtlich eine Brunstfärbung, wobei die dorsale Medianlinie, der Leopardenstreif, der Blausilberstreif und vielleicht auch die Unregelmäßigkeit des dorsolateralen Musters männliche Charaktere darstellten. Gegen die männliche Differenzierung sprach aber die Kloake, die wie schon erwähnt, typisch weiblich war. Irgendwelche Züge einer taen.-Färbung waren nicht zu beobachten. Der Sektionsbefund wird Seite 119 gegeben.

4. Die Breitenentwicklung des Vorderkopfes; Synophthalmus und Cyclopie.

Die Breitenentwicklung des Vorderkopfes, also der Nasen- und Augenregion, bildet ein sehr empfindliches Kriterium für Störungen des Determinationsvorganges. Eingriffe der verschiedensten Art (Lit. bei Mangold 1931, 1936, Lehmann 1938a, Büchner 1948) wirken sich nämlich im allgemeinen dahin aus, daß der Vorderkopf abnorm schmal entwickelt wird, wobei die paarigen Nasen, Augen und Haftfäden median genähert oder im extremen Fall sogar als einfache median gelegene Organe entwickelt werden. Diese Erscheinung ist allgemein als „*Synophthalmus*" bzw. „*Cyclopie*" bekannt. — Auch in den hier mitgeteilten Experimenten traten sie auf, und zwar befanden sich unter 50 brauchbaren Fällen 30 normale, 14 mit schwachem, 3 mit mittelstarkem, 4 mit starkem Synophthalmus und 2 mit Cyclopie. Bemerkenswert ist, daß sich dabei unter den 14 schwachsynophthalmen Tieren 5 befanden, die

Tab. 2. *Übersicht über die Häufigkeit von normalen Vorderköpfen (norm), schwachem Synophthalmus (Syn. schw.), starkem Synophthalmus (Syn. st.) und Cyklopie (Cykl.). — Die Cyklopien mit * bezeichnet.* — Tab. 2a. *Verteilung auf die verschiedenen Operationen.* — Tab. 2b. *Verteilung nach dem Zustand der praechordalen Platte des Ekto- und Mesoderm-Mantels. — Mdstr. + Medianstreif vorhanden; Mdstr. — Medianstreif entfernt; dl. Mes. + dorsolaterales Mesoderm vorhanden; dl. Mes. — dorsolaterales Mesoderm entfernt.*

	Operation			Vorderkopf		
	Entod. in	Ectod. + mesod.	Orient.	norm.	Syn. schw.	Syn. st. + Cycl.
A	taen. in alp.		aa, dd	16	9	2
B	crist. in alp.		aa, dd	4	3	1
C	alp. in crist.		aa, dd	—	—	1
D	taen. in alp.		aa, dv	6	2	—
E	taen. in alp.		ap, dv	4	—	2*
Tabelle 2a.			zus.	30	14	6
	praechordale Platte					
	Mdstr.	dl. Mes.				
	+	+		26	9	—
	+	—		2	2	2
	—	+		—	1	2
	—	—		2	2	2*
Tabelle 2 b.			zus.	30	14	6

nahezu normal waren. Eines von ihnen hat sogar metamorphosiert. — Faßt man die Fälle mehr zusammen und ordnet sie den verschiedenen Operationen zu (Tab. 2a), so zeigt sich, daß bei allen Operationen die normalen und schwachsynophthalmen Formen stark in der Mehrzahl sind, daß die mittleren und höheren Grade des Synophthalmus und die Cyclopie nur relativ selten auftreten (6 von 50) und daß selbst Larven, die kaudales Entoderm in der Kopfanlage hatten, normale Vorderköpfe aufweisen konnten (Oper E). Dies bestätigt die vom Verfasser 1936 abgeleitete Auffassung, daß das Entoderm nur einen untergeordneten Einfluß auf die Breitenentwicklung des Vorderkopfes und die paarige Ausgestaltung seiner Organe besitzt. Die Ursache für unsere Mißbildungen liegt wahrscheinlich in den Verhältnissen des Medianstreifs und des praechordalen Mesoderms.

Da bei der Durchführung des größten Teils der hier berichteten Versuche die Bedeutung der praechordalen Platte für die Ausbildung des Vorderkopfes schon bekannt war (Mangold 1936) und es uns darauf ankam, möglichst lebensfähige Tiere zu erhalten, wurde bei der Operation angestrebt, den Medianstreif und das praechordale Mesoderm ungestört im Ekto- und Mesodermmantel zu belassen; auch wurde bei jeder Operation im Protokoll vermerkt, wie weit dies gelungen war. Ordnet man die Tiere nach diesen Angaben, so erhält man die Tabelle 2b, in der die Kolonnen wieder die Ausbildung des Vorderkopfes und die Zeilen den Befund der praechordalen Platte angeben. Dabei bedeutet Mdstr. +, daß der praechordale Medianstreif im Ekto- und Mesodermmantel belassen, und Mdstr. —, daß er entfernt worden war, und entsprechend bedeutet dl. Mes. + praechordales Mesoderm belassen und dl. Mes. — praechordales Mesoderm entfernt. Die Tabelle zeigt nun, daß alle 6 Fälle mit starkem Synophthalmus und Cyclopie und 5 Fälle mit schwachem Synophthalmus Defekte in der praechordalen Platte hatten. Dies entspricht unserer Auffassung von der Bedeutung der praechordalen Platte. 9 Fälle mit schwachem Synophthalmus hatten aber nach den Angaben des Protokolls sowohl Medianstreif als praechordales Mesoderm. Hier liegt es nahe, dem Entoderm, und zwar seiner vielleicht anfangs mangelhaften Eingliederung, die Ursache für den Defekt zuzuschreiben. Ein beschränkter Einfluß des Entoderms auf die Ausbildung des Vorderkopfes wurde ja schon 1936 angenommen, da sein teilweises oder völliges Fehlen etwa in 20% aller Fälle schwachen Synophthalmus und etwa in 5% starken Synophthalmus oder Cyclopie zur Folge hatten (siehe Mangold 1936, Tab. 1, Seite 756). Bei der Schwierigkeit der Operation und der Schwere des Eingriffs wird man aber auch mit sekundären Störungen entweder der praechordalen Platte oder auch anderer Art rechnen müssen.

Im Gegensatz zu unseren Erfahrungen steht aber der Befund, daß 2 Tiere, angeblich ohne Medianstreif und ohne praechordales Mesoderm normal geworden waren. Man ist versucht, bei ihnen an einen Irrtum in der Beobachtung während der Operation zu glauben. Aber offenbar liegt etwas Besonderes vor, denn das eine Tier blieb trotz bester Vitalität solange es lebte im Larvenstadium (246 Tage) und das andere hatte einen beträchtlich zu kleinen und stark asymmetrischen Kopf. Auf diese Einzelheiten wird in der ausführlichen Bearbeitung des Materials eingegangen werden müssen.

Abschließend läßt sich also sagen, daß die Ursachen für die synophthalme und cyclope Entwicklung des Vorderkopfes in den hier betrachteten Experimenten in erster Linie in Defekten im Medianstreif und Mesoderm der praechordalen Platte und erst in zweiter Linie in dem mangelhaften Einpassen des transplantierten Entoderms gesucht werden müssen. Diese Auffassung deckt sich weitgehend mit der von Adelmann, der seit 1929 in mehreren Arbeiten das Problem der Augenentwicklung, besonders mit Hinblick auf die Cyclopie, behandelte, die Trennung von praechordalem Mesoderm und Entoderm aber, soweit mir bekannt ist, noch nicht durchführte (Lit. s. bes. Adelmann 1932, 1936, 1937). Andererseits habe ich den Eindruck, daß Lehmann (1938 a, b) den Einfluß des praechordalen Entoderms auf die bilaterale Entwicklung des Vorderkopfes und der Augen überschätzt. Auch übersah er, daß bei völligem Fehlen des praechordalen Entoderms Köpfe mit gut entwickelter Bilateralität entstehen können, ja sogar in ungefähr 80% aller Fälle entstanden (Mangold 1936, Fig. 5a, Fig. 9 u. Tab. 1)[2]). Ohne sorgfältige Trennung der beteiligten Keimmateralien, wie sie 1936 von Mangold publiziert wurde, wird man kaum den kausalen Einfluß derselben auf die Bilateralität des Vorderkopfes richtig gegeneinander abstufen können. Die Behandlung der ganzen Keime mit bestimmten chemischen Medien (Lehmann 1938a, Büchner 1948, ältere Literatur Mangold 1931) wird für die Bearbeitung der Frage nach der Lokalisation der Ursachen wohl stets unbefriedigend bleiben; für die Frage nach dem Chemismus der Entwicklungsvorgänge und die Frage nach der Empfindlichkeit und physiologischen Aktivität bestimmter Keimbezirke ist sie aber wohl unentbehrlich, d. h. von großem Wert.

5. *Entwicklung des Entoderms der Chimären.*

In erster Linie wesentlich für die Lebensfähigkeit der Chimären war natürlich die Ausbildung des implantierten Entoderms, d. h. sein Anschluß an den Vorderdarm, seine Streckung, seine Differenzierung in Magen, Duodenum, Leber, Pankreas, Dünndarm und seine Verbindung mit dem Rectum. Die Streckung des Entoderms und sein Anschluß an den Vorderdarm und den Enddarm sind in allen Fällen gesichert, wo die Cephal-kaudal-Achse normal gelagert worden war (Oper. A—D). War sie invertiert worden, so entstand in den wenigen uns zur Verfügung stehenden Fällen in der Vornierenregion und in der vorderen Hälfte des Rumpfes eine starke Verdickung, während die hintere Rumpfhälfte dünn und schlank blieb. Diese schien bei der Lebendbeobachtung darmfrei zu sein. Die Durchsicht der Schnitte zeigte aber, daß auch in ihr ein Darm vorhanden ist, der als sehr dünnes Rohr oder als ein feiner Strang den vorderen dicken Entodermkomplex mit dem Enddarm verbindet und dicht unter der Chorda liegt.

Die Differenzierung des Entoderms wurde bei allen Operationen auffallend gut durchgeführt. In den Operationen mit normal gelagerter Cephalcaudal-Achse (Op. A—D) konnten in vielen Fällen schon im Leben Magen, Leber, Gallenblase, Pankreas und Dünndarm beobachtet werden und die monate- ja jahrelange Lebensfähigkeit mancher Tiere wäre ja ohne gute Entwicklung des Entoderms nicht möglich gewesen. Aber selbst die Chimären der Operation E, bei denen das Entoderm mit invertierter dorsoventraler und cephal-kaudaler Achse implantiert worden war, zeigten eine klare Differenzierung von Magen, Leber, Gallenblase, Pankreas und Dünndarm; allerdings bei ganz abnormer Lagerung.

[2]) Druckfehlerberichtigung zu Mangold 1936. Der 1936 in Fig. 9, S. 757 abgebildete Kopf entstand aus einem Isolat, das nach Schema Fig. 4c, S. 754 (nicht Fig. 4b) operiert worden war. Er enthielt also keinerlei Entoderm. Man ändere 4b in 4c.

Von besonderem Interesse sind die *Verhältnisse der Kiemenregion.* Die Kiemen gehören zu den interessantesten Organen der Entwicklungsgeschichte und der Entwicklungsphysiologie. Unsere Molche haben im Larvenstadium rechts und links kaudal in der Mundhöhle je 5 Kiemenspalten, die durch je 4 Kiemenbögen voneinander getrennt sind. Die 3 vordersten Bögen tragen jeweils ein verzweigtes Kiemenstämmchen. Bei der Bildung der Kiemen sind 4 ursprünglich weit auseinanderliegende Keimteile beteiligt: Die Epidermis, die die Kiemenstämmchen ganz und die Kiemenbögen auf der an das Wasser grenzenden Oberfläche überzieht, das Entomesoderm, das die Entwicklung des Bindegewebes und der Muskulatur übernimmt, das Ektomesoderm, das von den Medullarwülsten nach ventral wandernd in die Anlagen der Kiemenbogen sich einschiebt und dort die stützenden Skelettstücke bildet und schließlich das Entoderm, das die Kiemenbögen gegen die Mundhöhle auskleidet und auch das Innengewebe der Kiemenstämmchen differenziert. Durch eine Reihe von Autoren und durch verschiedenartige Experimente ist gesichert, daß die ganze komplizierte Entwicklung des Kiemenkorbs mit seinen Spalten, Bögen und Stämmchen von dem Entoderm ausgeht. Fehlt das Entoderm, so bleibt die Bildung der Kiemenspalten, Bögen und Stämmchen aus (siehe Mangold 1936, Fig. 5 und 9; hier auch Literatur).

Die große Bedeutung des Entoderms für die Kiemenbildung zeigt, daß die Ausbildung der Kiemen bei den Larven schon Schlüsse über die Einordnung des fremdartigen Entoderms in die Embryonen und Larven unseres Experiments gestattet. Wir betrachten hier nur die Anzahl der Kiemenstämmchen. Wie schon erwähnt, tragen in der normalen Entwicklung der Tritonlarven die drei vordersten Kiemenbögen beiderseits je ein Kiemenstämmchen, so daß jede Larve zusammen 6 Stämmchen besitzt. Wie liegen nun die Verhältnisse bei den operierten Larven? (Tab. 3).

Bei der Operation A, bei der taen.-Entoderm in normaler Orientierung in alp.-Ekto- und Mesodermmäntel implantiert wurde, haben von 26 Larven 10 auf beiden Seiten drei Kiemenstämmchen; bei den übrigen war die Anzahl rechts oder links oder beiderseits geringer. Im Durchschnitt waren aber bei allen 26 Larven 5,1 Kiemenstämmchen vorhanden. Dies läßt vermuten, daß die Eingliederung des Entoderms in die Kopfanlage besser gewesen ist als man erwarten konnte, da ja das taen.-Entoderm zu klein für die alp. Kopfanlage ist und man nicht mit einer normalen Lage aller Teile rechnen kann. — Bei der Oper. B, bei der crist.-Entoderm normal orientiert in alp. verpflanzt wurde, haben 8 Larven zusammen 37 Kiemenstämmchen, also eine Larve durchschnittlich 4,6. 3 Larven zeigen beiderseits eine normale Ausstattung. Die Verhältnisse sind also sehr ähnlich wie bei der Oper. A; auch das crist. Entoderm paßt sich in dem alp.-Kopf ziemlich gut ein. — Ein weniger günstiges Bild erhält man bei der Transplantation von taen.-Entoderm in alp. unter Inversion der Dorsoventral-Achse (Oper. D). 7 Larven haben hier zusammen 21 Kiemenstämmchen, 1 Larve im Durchschnitt 3. Normal ausgestattete Larven sind nicht vorgekommen. Die Einordnung des Entoderms war wohl mangelhaft, aber immer noch beträchtlich. — Beim Experiment E, bei dem das taen.-Entoderm mit invertierter dorsoventraler und cephal-kaudaler Achse in alp. implantiert wurde, fehlen schließlich bei allen 5 brauchbaren Larven alle Kiemenstämmchen.

Aus diesem Tatbestand können wir schließen, daß die Fähigkeit, Kiemen zu bilden und zu induzieren, in den kaudalen Entodermbezirken der Neurula fehlt, denn dieses bildete, trotz der Anwesenheit der drei anderen Partner keine Kiemen. Weiterhin ergibt sich, daß das cephale Entoderm im vorderen Rumpf keine Kiemenspalten, Kiemenbögen und Kiemenstämmchen hervorbringen kann. Offenbar fehlen die normalen Partner: das Ektomesoderm, das Entomesoderm und die Epidermis des Kopfes. Da aber die Ausstattung mit Kiemenstämmchen bei normaler und invertierter Dorsoventral-Achse des Entoderms trotz des schweren Eingriffs beträchtlich ist, wird man kaum fehlgehen, wenn man im Vorderdarmmaterial noch eine gewisse Regulationsfähigkeit annimmt. Neuestens wird auch von Kemp (1947) mitgeteilt, daß er im Entoderm des kalifornischen Baumfrosches (Hyla regilla) Regulationen verschiedener Art feststellen konnte. — Der Bau des Kiemenkorbs ist noch nicht genau untersucht worden. Wie bei der Anzahl der Kiemenstämmchen finden wir auch hier auffallende Abnormitäten, z. B. eine zu schwache Entwicklung in der Breite oder in der Länge einerseits oder beiderseits (s. Fig. 2b u. L. 150, Fig. 3a, c), ferner eine zu starke Entwicklung bei der Verpflanzung von crist.-Entoderm.

Tab. 3. *Übersicht über die Ausbildung der Kiemenstämmchen und die Lagebeziehung der entodermalen Organe (Situs viscerum) bei den Keimblattchimären in den verschiedenen Operationen.*

Operation			Kiemenstämmchen		Situs viscerum			
	Entod. in	Ectod. + mesod.	Orient.	Fälle brauchbar	Zahl Durchschn.	Fälle brauchbar	norm.	gestört	invers
A	taen. in alp.		aa, dd	26	5,1	25	11	11	3
B	crist. in alp.		aa, dd	8	4,6	4	2	2	—
D	taen. in alp.		aa, dv	7	3	5	1	4*	—
E	taen. in alp.		ap, dv	5	0	5	—	5	—

* Davon 3 mit normaler und 1 mit inverser Tendenz.

Das Zusammenspiel der vier Elemente, die bei der Kiemenbildung beteiligt sind, ist von vielen Forschern, besonders von Spemann und Harrison und ihren Schülern, in zahlreichen Versuchen erfolgreich bearbeitet worden, ohne daß dabei die große Zahl von Fragen erschöpfend beantwortet werden konnte, die sich bei der Entwicklung eines so komplizierten Apparates wie des Kiemenkorbs und seiner Anhänge stellen (Lit. s. bei Harrison 1935 und Mangold 1936). Besonders wichtig für die **Entstehung des Wirbeltierkopfes** scheint mir aber die Tatsache, daß die Ausbildung des visceralen Teiles des Kopfes vom Entoderm ausgeht. Offenbar wirken bei der Kopfbildung *primär zwei Aktionssysteme:* 1. das Urdarmdach, das das Gehirn, die Sinnesorgane und die Kopfganglienleiste bestimmt und selbst Muskulatur, Bindegewebe und die Knorpel und Knochen des Neurocraniums liefert, und 2. das Kopfentoderm, das die Bildung des visceralen Teiles induziert und wahrscheinlich auch im hohen Maße verantwortlich ist für die Ordnung und gewebliche Leistung der anderen an der Bildung des visceralen Kopfs beteiligten Elemente. In der frühen Gastrula sind sie beide Teile des Organisatorbezirks, werden dann während der Gastrulation auseinandergezogen, leisten am Ende der Gastrulation und während der Neurulation weitgehend unabhängig ihre Induktionen und erfahren dann wieder, besonders durch das Hineinströmen des Ektomesoderms als Kopfganglienma-

terial in die Kiemenkorbanlage, eine intensive materielle und potentielle Verflechtung ohne die die Harmonie des Kopfes undenkbar ist[3]).

Sehr charakteristisch für die Ausbildung des Entoderms ist auch die spätere Lage seiner Teile in der Leibeshöhle, der „**Situs viscerum**". Wie bei den Wirbeltieren allgemein liegen bei den Larven und ausgebildeten Tieren von Triton der Magen links, die Leber mit ihrer Hauptmasse und der Gallenblase rechts und die Duodenalschlinge zieht von links kaudal nach rechts cephal und nach median-kaudal, wobei an ihrem Bogen das Pankreas in zwei Partien angelagert ist. Im Zusammenhang mit dieser Asymmetrie der entodermalen Organe steht die Asymmetrie des Herzens und anderer Organe. Bei verschiedenen Experimenten an Amphibienkeimen konnte Spemann beobachten, daß die Asymmetrie der Eingeweide spiegelbildlich zur normalen entwickelt wurde, eine Erscheinung, die als „*Situs inversus*" bekannt ist. Der „Situs viscerum et cordis" verdient auch in den hier dargestellten Versuchen unsere Aufmerksamkeit. Dabei soll aber nur der „Situs viscerum" betrachtet werden. Vom Herz sei nur erwähnt, daß es häufig doppelt ausgebildet wurde. Offenbar entwickelten sich seine rechte und linke Anlage gesondert, was leicht eintritt, wenn ihre, zur normalen einheitlichen Entwicklung notwendige, mediane Vereinigung irgendwie gehemmt wird.

Im Hinblick auf die tiefgreifende Operation, der die Keime in unserem Experiment unterworfen wurden, und in Anbetracht der verschiedenen Größe, die die verwendeten Keim- und Molcharten aufweisen, war ein vollkommen normaler Situs viscerum kaum zu erwarten. Bei der meist verwendeten Kombination taen.-Entoderm in alp.-Ekto- und Mesodermmantel waren ja das Entoderm und die aus ihm entstehenden Organe zu klein für den Ekto- und Mesodermmantel. Die lebenden Larven zeigten auch in den meisten Fällen nicht die klaren Situsverhältnisse, wie wir sie von nicht operierten Larven kennen. In manchen Fällen war der Magen gestaucht und der Dünndarm etwas zu kurz und daher nicht so intensiv und klar gewunden wie bei den nicht operierten Tieren. Das wichtigste Kriterium für den Situs ist die Lage der Leber und der Gallenblase. Liegen diese klar rechts, so liegt der Magen links und es ist mit der Tendenz zur Entwicklung eines normalen Situs zu rechnen.

Die Ergebnisse der Versuche wurden auf Grund der Lebendbeobachtung und der Untersuchung des schon geschnittenen Materials von 1936 in der Tabelle 3 zusammengestellt. Dabei wurden drei Gruppen unterschieden: 1. im wesentlichen normaler, 2. deutlich gestörter, und 3. im wesentlichen invers befundener Situs. — In den Versuchen A und B, bei denen das Entoderm normal orientiert implantiert worden war, hatte ungefähr die Hälfte der Fälle normalen Situs, ungefähr ebenso viele zeigten deutliche Störungen und 3 waren offensichtlich invers. — Im Experiment D, bei dem das Entoderm mit invertierter Dorsoventral-Achse eingepflanzt wurde, waren von 5 Fällen einer weitgehend normal und 4 gestört. Von diesen 4 letzteren hatten 3 eine normale Tendenz, denn ihre Leber und Gallenblase lagen rechts, und einer eine inverse, da seine Leber links entwickelt war. — Im Experiment E zeigten alle 5 Fälle so starke Störungen, daß sie weder der normalen Lage noch der inversen zugeordnet werden konnten.

Für die Frage der Determination des Situs viscerum sind die Ergebnisse des Experiments D am aufschlußreichsten. 4 von 5 Fällen zeigten die Leber in typischer Lage, d. h. rechts ventral. In einem Fall waren auch der Magen, die Darmschlinge und das Pankreas typisch normal gelagert. Da bei der Inversion der Dorsoventral-Achse außer dorsal und ventral auch rechts und links vertauscht werden, war zu erwarten, daß — die herkunftsgemäße Entwicklung vorausgesetzt — die Leber links, vielleicht sogar links dorsal sich entwickelte. Ihre ortsgemäße rechtsseitige Differenzierung zeigt nun, daß der Situs viscerum im Entoderm der Neurula mit gerade erhobenen Medullarwülsten noch nicht endgültig festgelegt sein kann und daß Umgebungsfaktoren vorhanden sein müssen, die die Lagebeziehung der entodermalen Organe beeinflussen. In einem Fall war freilich eine linksseitige Leber entstanden. Dies deutet darauf hin, daß die Determination des Situs im Entoderm zur Zeit der Operation schon einen gewissen Grad erreicht hatte. Dies braucht aber nicht notwendig in einer Asymmetrie der Leber- und Magenanlage im frühen Neurulastadium seinen Ausdruck zu finden. Nach den Markierungsversuchen mit Vitalfarbstoffen von Balinsky (1947) liegen diese offenbar weitgehend symmetrisch.

Die Implantationen mit normal orientierten Achsen (Oper. A, B; aa, dd) lieferten, wie erwartet, häufig normalen Situs und häufig mehr oder weniger starke Störungen. Überraschend sind hier aber drei Fälle mit Situs inversus, die freilich noch nicht durch Schnittuntersuchung gesichert sind, die aber vorerst darauf hindeuten, daß außer der labilen Determination und den Umgebungsfaktoren bei der Operation noch Umstände vorhanden waren, die ebenfalls den Situs viscerum beeinflussen können. Wir denken dabei unter anderem an die starke Bewegungs- und Umordnungsreaktion, die das isolierte Entoderm auf die Berührung mit dem Holtfreterschen Zuchtmedium ausführt, und die in Filmen mit Zeitraffung eindrucksvoll sichtbar wird (Mangold, Filme zur Entwicklungsphysiologie der Amphibien, aufgenommen 1941 bis 1943 in Zusammenarbeit mit der Reichsanstalt für Film und Bild in Berlin. Publikation steht noch aus). Auch von Woellwarth glaubt an die Mitwirkung solcher Umordnungsreaktionen bei seinen Versuchen zur Analyse des Situs inversus (diese Zeitschrift 1949, 36. Jg., Seite 59).

Bei der Inversion der ap- und dv-Achsen (Oper. E) war die Störung des Situs sehr stark. Die wenigen bis jetzt vorhandenen Fälle lassen erkennen, daß im Kopfbereich Dünndarm differenziert wird, daß der Magen, die Leber und das Pankreas in der Vornieren und vorderen Rumpfregion zur Ausbildung gelangen, und daß diese durch ein sehr dünnes strang- oder röhrenförmiges Darmstück in der zweiten Rumpfhälfte mit dem ektodermalen Enddarm verbunden werden.

Das Problem der bilateralen Asymmetrie wurde von Spemann in den Arbeiten mit Falkenberg (1919) und Gudrun Ruud (1922) ausführlich behandelt. Die neuesten, erst kurz mitgeteilten Versuche von v. Woellwarth (s. oben) zeigen, daß operative Eingriffe der verschiedensten Art im Neurula- und

[3]) Hier ist der Bau der 1936 in Fig. 5 abgebildeten vollkommen entodermfreien Larve von besonderem Interesse. Die 25 Tage nach der Operation fixierte Larve (1935, K 34) zeigt auf Schnitten vom Visceralskelett das Palato-quadratum und das Mandibulare; alle anderen Elemente des Visceralskeletts fehlen vollkommen. Auch Kiemenspalten sind nicht vorhanden. Das Neurocranium ist bis kurz hinter die Chordaspitze gut ausgebildet; weiter kaudal fehlen aber alle Knorpel, abgesehen von Spuren an den lateralen Bereichen des sehr gut entwickelten Labyrinths. Die Knorpel der Vorderextremitäten sind vorhanden. Gehirn, Nasen, Augen sind sehr gut bilateral entwickelt und auch geweblich gut differenziert. Ebenso der Mund, der in eine weite, mit Zähnen besetzte quere Spalte führt, die kaudalwärts trichterförmig sich auszieht und auf der Höhe der hinteren Augenschnitte endet. Kiefermuskeln und Augenmuskeln sind ebenfalls vorhanden. Der Entodermeinfluß scheint demnach in der hinteren Kopfhälfte sehr umfassend, in der vorderen Kopfhälfte dagegen ziemlich gering zu sein. Daß der erste Visceralbogen in anderer Weise determiniert wird als die übrigen ist von *großem vergleichend-anatomischen Interesse.*

Gastrulastadium der Urodelen imstande sind, Situs inversus hervorzurufen; auch machen sie wahrscheinlich, daß die Asymmetrie schon in der frühen Gastrula im Organisatorbereich angelegt ist, wie Mangold schon 1925 (S. 68) vermutete.

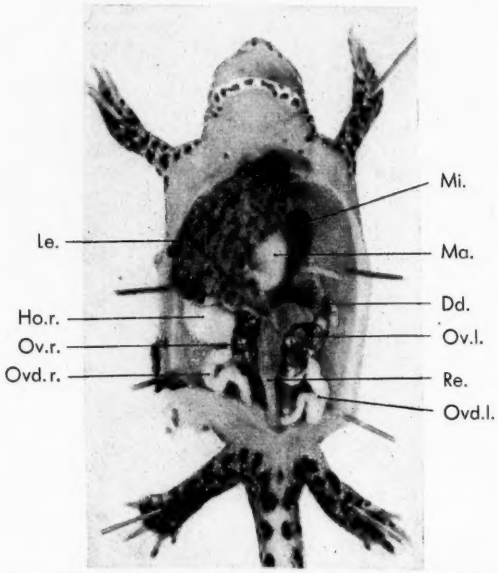


Fig. 4. Keimblattchimäre 1936, L 150 (s Fig. 3). — Dd. Dünndarm; Ho. r. rechter Hoden; Le. Leber; Ma. Magen; Mi. Milz; Ovd.l. und r. Oviduct links und rechts; Ov.l. und Ov.r. Ovar links und rechts; Re. Rectum.

Für die Entwicklung des Darms bei normaler Orientierung des Entoderms ist die oben beschriebene *Chimäre 1936 L 150* charakteristisch (Fig. 4). Nach der Öffnung der Leibeshöhle fand sich rechts vorn eine große, durchaus normale Leber (Le) mit einem breiten rechten und einem langen spitzen linken Leberlappen. Links dorsal von ihr lagen der Magen (Ma) und die Milz (Mi). Vom Magen aus zog die Duodenalschlinge nach rechts dorsal über die Leber, bog wieder nach links, um in den Dünndarm (Dd) überzuleiten. Dieser wendete sich mit einer kurzen Schlinge nach der Mediane und lief dann schnurgerade zum Rektum (Re). Die Gallenblase lag rechts der Mediane. Magen, Leber, Gallenblase und auch die Duodenalschlinge lagen also normal. Aber der Dünndarm war nur etwa $^4/_5$ so lang wie der des alp.-Kontrollmännchens. Nach Ausbildung der Duodenalschlinge reichte es offenbar nicht mehr zu den typischen Darmwindungen in der kaudalen Hälfte der Leibeshöhle. Außerdem zeigte der Dünndarm eine nekrotische Stelle (Fig. 5b, Dd.n.), die wohl die Ursache der Krankheit des Tieres bildete und durch eine mangelhafte mesenteriale Aufhängung bedingt zu sein schien. Die Fig. 5b zeigt die Leber, den Magen und den auseinandergezogenen Darmtraktus von dorsal.

6. *Entwicklung der Geschlechtsorgane.*

Von besonderem Interesse bei den beschriebenen Keimblattchimären sind auch die Verhältnisse der Geschlechtsorgane, wie die Ergebnisse der morphologischen Untersuchung der Chimäre 1936, L 150 erweisen (Fig. 4 u. 5).

Die Sektion der *Chimäre 1936, L 150* ergab, daß das Tier ein linkes und ein rechtes Ovar (Ov.l. und Ov. r.) und einen rechten Hoden (Ho.r.) besaß. Die Ovarien zeigten viele nahezu ausgewachsene dotterhaltige Oocyten, wie sie auch bei dem alp.-Kontrollweibchen gefunden wurden. Sie hatten aber auch reichlich Pigment, das an eine Degeneration von Oocyten denken ließ und das bei der Kontrolle fehlte. Der Hoden war nahezu ebenso groß wie der rechte Hoden des vollbrünstigen alp.-Kontrollmännchens. Das rechte Ovar war nur ungefähr halb so groß wie das linke. An Stelle seiner vorderen Hälfte war der Hoden entwickelt (Fig. 5c, Ho. und Ov.r.). Beide hingen am gleichen Aufhängeband. Die Ausführgänge waren beiderseits weiblich und sehr gut ausgebildet. Offensichtlich hat der im Brunstzustand sich befindende Hoden die oben beschriebenen männlichen äußeren Färbungscharaktere hormonal bestimmt und auch die Degenerationserscheinungen im Ovar veranlaßt.

Der Hermaphroditismus der Chimäre ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf den experimentellen Eingriff zurückzuführen; denn natürlicher Hermaphroditismus wurde bis jetzt vom Verfasser weder bei Trit. taen. noch bei Trit. alp. beobachtet. Neuerdings, im Sommer 1948, sezierte 190 erwachsene Tiere von Trit. alp. aus der Umgebung von Heiligenberg, 20 km nördlich vom Bodensee, waren ausnahmslos eingeschlechtlich. Der Befund kann im Hinblick auf die Wirkung des Experiments in verschiedener Weise erklärt werden. Hier soll nur auf zwei durch ihn angeschnittene Probleme hingewiesen werden, nämlich auf die Frage nach dem Ort der Urgeschlechtszellen-

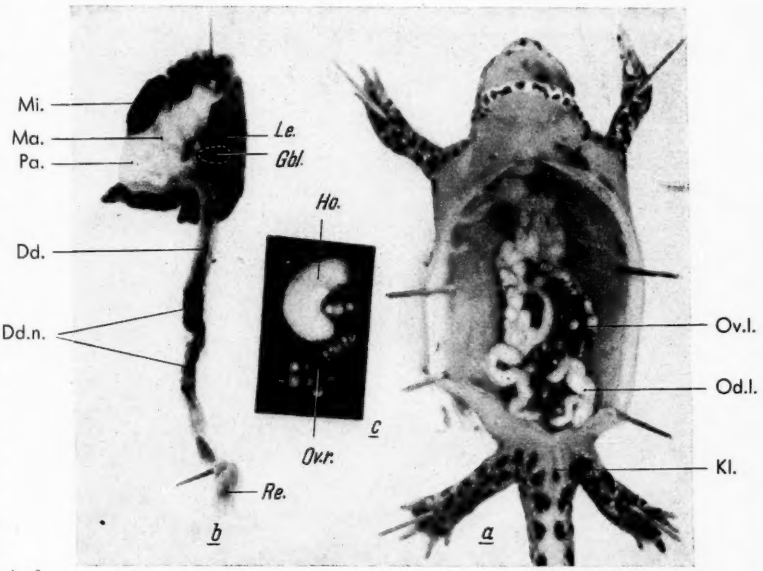


Fig. 5a—c. Keimblattchimäre, 1936 L 150 (s. Fig. 3 und 4). a) Situs nach Entnahme des Verdauungstrakts und der rechten Gonaden. — b) Verdauungstrakt von dorsal. Dünndarm etwas auseinandergezogen. — c) rechte Gonaden auf schwarzer Unterlage. — Dd. Dünndarm; Dd.n. nekrotische Stelle im Dünndarm; Gbl. Gallenblase; Ho. Hoden; Kl. Kloake weiblich; Le. Leber; Ma. und Pa. Magen und Pankreas; Mi. Milz; Od.l. linker Ovidukt; Ov.l und Ov.r. linkes und rechtes Ovar; Re. Rektum.

bildung und auf die Frage nach der sexuellen Determination der Gonaden und der Urgeschlechtszellen.

In der Frage der *Entstehung der Geschlechtsorgane* ist der mesodermale Ursprung der sekundären Einrichtungen bei Triton, also des Oviducts und des Uterus beim Weibchen und des Samenleiters und der Spermatophorendrüse beim Männchen unbestritten. Zweifelhaft ist jedoch die Herkunft der Urgeschlechtszellen. Rein descriptive Untersuchungen lassen keine absolut sichere Entscheidung darüber zu, ob die Urgeschlechtszellen vom Mesoderm oder vom Entoderm oder von beiden geliefert werden. Noch unveröffentlichte, durch den Krieg unterbrochene, eingehende Untersuchungen meines Schülers Otto Stärk zeigen, daß die Urgeschlechtszellen bei Triton in eben schlüpfenden Larven mit schwach verzweigten Kiemenstämmchen und vorderen Extremitätenknospen mit beträchtlicher Sicherheit von der Umgebung zu unterscheiden sind. Sie liegen in diesem Stadium in der Mehrzahl im mesodermalen Bereich des zukünftigen Mesenteriums und in den benachbarten Seitenplatten, vereinzelt aber auch in den dorsalen, lateralen und sogar ventralen Bezirken des Entoderms, d. h. des Dünndarms. Stärk konnte auch Unterschiede bei den verschiedenen Molcharten feststellen, die voraussichtlich eine experimentelle Untersuchung des Ursprungs der Geschlechtszellen mittels der heteroplastischen Transplantation möglich machen werden.

Die Frage nach der *sexuellen Determination der Urgeschlechtszellen* steht in engem Zusammenhang mit der Frage nach der männlichen bzw. weiblichen Bestimmung der Gonaden, d. h. der Hoden und der Ovarien. — Die Anlagen der Gonaden entstehen in Form von Leisten, die dorsolateral rechts und links vom Mesenterium vom Mesoderm gebildet werden und ein peripheres Gewebe, den „Cortex" von einem zentralen, etwas später gebildeten, der „Medulla", unterscheiden lassen. In diese Geschlechtsleisten wandern die Urgeschlechtszellen ein und setzen sich zuerst im Cortex fest. Bleiben sie hier, so werden sie zu Oogonien und die Gonade zum Ovar, wandern sie aber weiter in die Medulla, so bilden sie Spermatogonien und die Gonade wird zum Hoden. — Die Frage ist nun: sind beim Eintritt dieser Vorgänge beide Bildungselemente, nämlich die mesodermale Geschlechtsleiste und die Urgeschlechtszellen, sexuell determiniert oder nur eines von beiden, d. h. entweder die Geschlechtsleiste oder die Urgeschlechtszellen?

Witschi vertritt auf Grund sehr ausgedehnter Versuche die Auffassung, daß die Geschlechtsleiste determiniert ist und daß sie weiterhin die, nach ihm noch indifferenten, einwandernden Urgeschlechtszellen zu Oogonien bzw. Spermatogonien bestimmt. Dabei sollen morphogenetische Substanzen gebildet werden, nämlich vom Cortex das Cortexin und von der Medulla das Medullarin. Witschis Auffassung ist aber nach Hartmann (1943, S. 339 u. ff., hier auch Lit.) nicht sicher bewiesen. Sie würde auch den Hermaphroditismus bei unseren Keimblattchimären schwer erklären können, falls dieser regelmäßig vorkommen sollte. Sicheres läßt sich freilich bis jetzt nicht sagen; es ist aber zu hoffen, daß durch die heteroplastische Verbindung von Ekto- und Mesoderm einer Art mit dem Entoderm einer zweiten die wichtige Frage nach der sexuellen Determination der Gonaden eine neue Beleuchtung erfährt. Außer den hier dargestellten Versuchen sind weitere etwas modifizierter Art vom Verfasser schon in beträchtlicher Zahl durchgeführt worden. Sie sollen bei anderer Gelegenheit ihre Darstellung finden.

Die dargestellten Versuche zeigen neben manchen Einzelergebnissen vor allem, daß die ekto- und mesodermalen Teile von Triton alpestris durch die artfremden Verdauungsorgane von Triton taeniatus durch alle Stadien der Entwicklung ernährt, zu bestem Wachstum befähigt und zur vollen Differenzierung der Organe und Gewebe, besonders auch der Geschlechtsorgane, gebracht werden können. *Es besteht also kein Zweifel, daß die Chimäre alp.-Ekto- und Mesoderm + laen.-Entoderm voll lebensfähig und wahrscheinlich auch fortpflanzungsfähig ist.* Der allgemeine Habitus der Chimäre, d. h. Größe, Form, Proportion der Teile und Pigmentierung, entsprach Triton alpestris, der ja mit seinem Ektoderm und Mesoderm die peripheren Elemente Haut, Muskulatur, Knochen usw. geliefert hatte. Man hat daher den Eindruck, daß die von alp. stammenden Teile mit ihren Geweben und Zellen durch die Ernährung durch den artfremden Verdauungstraktus in keiner Weise beeinflußt worden seien. Dies entspricht den Erfahrungen, die auch sonst mit tierischen und pflanzlichen Chimären gemacht worden sind. Es steht auch im Einklang mit den Vorstellungen der chemisch-physiologischen Forschung, nach denen jede lebende Zelle unter Verwendung der zur Verfügung stehenden Nährstoffe ihre eigenen artspezifischen Stoffe sich selbst aufbaut. Die Erfahrungen mit Chimären machen diese Auffassung wohl sehr wahrscheinlich, lassen aber — wenigstens bei Tieren — noch keinen absolut bindenden Schluß zu; denn die zur Verfügung stehenden Kriterien reichen nicht aus, um die intimsten Eigentümlichkeiten der lebenden Zelle erschöpfend zu beurteilen. Wünschenswert wäre es, Geschlechtszellen einer Art in einer zweiten zur Entwicklung zu bringen und dann ihren Aufbau und die von ihnen gelieferten Nachkommen zu prüfen.

Eingegangen am 29. Januar 1949.

Literatur.

Adelmann, H. B., The development of the prechordal plate and mesoderm of Amblystoma punctatum J. Morph. **54** (1932). — —, The problem of Cyclopia. The Quart. Rev. of Biol. **11** (1936). — —, Experimental studies on the development of the eye IV. The effect of the partial and complete excision of the prechordal substrate on the development of the eyes of Amblystoma punctatum. J. Exp. Zool. **75** (1937). — Balinsky, B. I., Kinematik des entodermalen Materials bei der Gestaltung der wichtigsten Teile des Darmkanals bei den Amphibien. W. Roux' Arch. f. Entw. mech. d. Org. **143** (1944). — Büchner, F., Experimentelle Entwicklungsstörungen durch allgemeinen Sauerstoffmangel. Klin. Wochenschr. **26**, H. 3/4, (1948). — Harrison, R. G., Heteroplastic grafting in Embryology. The Harvey Lectures. 1933—1934 (1935). — Hartmann, M., Die Sexualität. Jena, Verl. Gustav Fischer. (1943). — Holtfreter, J., Die totale Exogastrulation, eine Selbstablösung des Ektoderms vom Entomesoderm. Roux's Arch. **129** (1933). — Kemp, H. E., Regulation in the entoderm of the tree frog, Hyla regilla. Univ. of California Publications in Zoology. **51** (1947). — Lehmann, F. E., Regionale Verschiedenheiten des Organisators von Triton, insbesondere in der vorderen und hinteren Kopfregion, nachgewiesen durch phasen-spezifische Erzeugung von lithiumbedingten und operativ bewirkten Regionaldefekten— Roux's Arch. **138** (1938a). — —, Über die Bedeutung des Vorderdarms für die Entstehung der Zyklopie bei Tritonembryonen. Rev. Suisse de Zoologie. **45** (1938b). — Mangold, O., Hauptprobleme der Entwicklungsmechanik. Verh. d. D. Zool. Ges. in Jena. (1925). — —, Das Determinationsproblem. T. 3. Das Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration. Erg. d. Biol. **7** (1931). — —, Experimente zur Analyse der Zusammenarbeit der Keimblätter. Die Naturwissenschaften. **24** (1936). — Spemann, H. und Falkenberg, H., Über asymmetrische Entwicklung und Situs inversus viscerum bei Zwillingen und Doppelbildungen. Arch. f. Entw. mech. d. Org. **45** (1919). — Spemann, Hans und Ruud, Gudrun, Die Entwicklung isolierter dorsaler und lateraler Gastrulahälften von Triton taeniatus und alpestris, ihre Regulation und Postgeneration. Arch. f. Entw. mech. d. Org. **52** (1922). — Vogt, W., Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung. T. 2. Gastrulation und Mesodermbildung bei Urodelen und Anuren. Roux's Arch. **120** (1929).

Berichte.

Zusammenhänge in der Chemie schwefelhaltiger Naturstoffe[1]).

Von Alfons Schöberl, Würzburg.

Inhalt:

Gruppeneinteilung schwefelhaltiger Naturstoffe. — Zusammenhänge zwischen Methionin und Thiol-Disulfid-Systemen. — Cystein und Formaldehyd (Djenkolsäure, Thiazolidin-4-carbonsäure). — Schwefelhaltige Antibiotika (Penicillin, Gliotoxin). — Ringspaltung bei Thiazoliumsalzen. — Thiole und Disulfide aus Aneurin und Cocarboxylase. — Die Grundreaktion des Nitroprussidnatriumtestes auf Cystindisulfidbindungen. — Die Lanthioninbildung in Eiweißstoffen. — Ersatz von Disulfidbindungen in Schafwolle durch Thioätherbindungen, ein faserstabilisierendes Prinzip. — Das Prinzip der Thioaddition an Doppelbindungen und seine Anwendung zur Synthese schwefelhaltiger Aminosäuren. — Schwefelung von Eiweißstoffen mit Di- und Polythioglycoliden. — Grüngefärbte Haare.

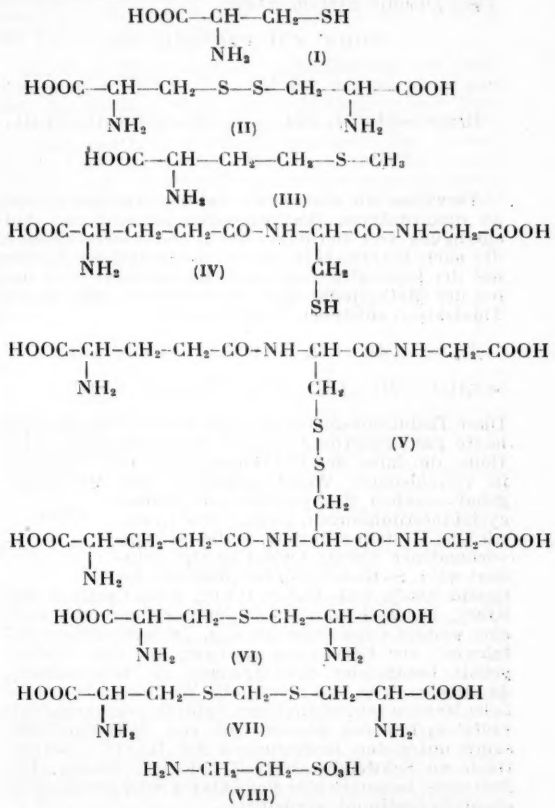
Im Hinblick auf den Schwefelstoffwechsel im allgemeinen und strukturelle Beziehungen im besonderen erscheint es lohnend, sich Gedanken darüber zu machen, welche Übergänge zwischen den verschiedenen Substanztypen, die uns in wichtigen schwefelhaltigen Naturstoffen entgegentreten, diskutierbar sind. Verweilt man etwas bei solchen Gedankengängen, so kann man erkennen, daß das Verhalten der Naturstoffe selbst, zumal bei ihrer Umwandlung während der Stoffwechselprozesse, Beispiele dafür liefert. Es ergeben sich aber auch neue Gesichtspunkte für chemische und biochemische Problemstellungen. Darüber hinaus ist eine solche Betrachtungsweise geeignet, im Schwefelstoffwechsel und für die Beteiligung von schwefelhaltigen Substanzen an Zellvorgängen übergeordnete Gesichtspunkte erkennen zu lassen, nach denen die Natur souverän Substanzen von verschiedener chemischer Struktur für gleiche und ähnliche Zwecke zu nutzen gewohnt ist.

Die Natur zeigt uns ein mannigfaltiges Bild schwefelhaltiger Verbindungstypen, denen ausgedehnte Forschungen vor allem der letzten Jahre charakteristische neue Vertreter zugesellt haben. Hinter der nüchternen Zahl, wonach der menschliche Organismus täglich in der Hauptsache durch den Abbau von organischem Material im Durchschnitt etwa 700 mg Schwefel im Urin überwiegend als Sulfatschwefel und in Form von Schwefelsäureestern ausscheidet, verbirgt sich in der Tat eine Summe von merkwürdigen Reaktionsfolgen an einer Schar von Naturstoffen, denen ihr Schwefelgehalt ein bestimmtes strukturelles Merkmal aufgedrückt hat[2]).

Die eine Gruppe umfaßt die *schwefelhaltigen Eiweißstoffe*, die wie z. B. die *Albumine*, *Globuline* und *Muskelproteine* am Zellgeschehen in irgendeiner Form beteiligt sind oder die wie die *Keratine* als Ausscheidungsprodukte der Zellen in Form der Haare, Nägel, Federn, Hörner und Hufe ein besonders hohes Schwefelreservoir darstellen und die eine Aufnahme von recht beträchtlichen Mengen verwertbaren Schwefels in den Nahrungsstoffen erforderlich machen. Die Keratine benutzen den Organismus gewissermaßen nur als Schleuse, eine vollwertige Eiweißernährung vorausgesetzt.

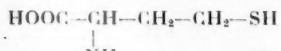
Zu der anderen Gruppe haben wir nieder- und hochmolekulare, schwefelhaltige Substanzen zu rechnen, die in den Organismen in verhältnismäßig geringer Konzentration vorkommen und dort als Biokatalysatoren mit einer spezifischen Funktion versehen sind. Hierher gehören unter den Vitaminen das *Vitamin* B_1 (Aneurin, Thiamin), unter den Hormonen das *Insulin* und die Hormone der Hypophyse *Vasopressin* und *Oxytocin*, unter den Enzymen das *Cytochrom C* und die *Succinodehydrase* und die Hydrolasen *Papain*, *Kathepsin* und *Urease*[3]), ferner der Wuchsstoff *Biotin* und die *Penicilline* und *Gliotoxin* als wichtige Antibiotika. Ferner können hier noch hochwirksame, schwefelhaltige Giftstoffe erwähnt werden, wie das kristallisierte *Crotoxin* aus Klapperschlangengift und die Giftstoffe des Knollenblätterpilzes *Phalloidin*[4]) und *Amanitin*[5]). Es ergibt sich also eine ganze Reihe von Substanzen, denen ihr Schwefelgehalt irgendeine charakteristische Eigenschaft in chemischer oder biochemischer Hinsicht verleiht. Gerade bei diesen Wirkstoffen ist es aber von hohem Interesse, der Frage des Zusammenhanges zwischen Aktivität und Schwefelgehalt nachzugehen.

Die schwefelhaltigen Aminosäuren *Cystein* (I) bzw. *Cystin* (II) und *Methionin* (III) und das Tripeptid *Glutathion* in Thiol und Disulfidform (IV u. V) nehmen zwischen den erwähnten Gruppen eine Art Übergangsstellung ein, indem sie einerseits als Einzelindividuen ihrer Aufgabe in den Organismen nachkommen, andererseits aber in die Substanzen von Proteincharakter eingebaut sind und deren Schwefelgehalt praktisch vollständig repräsentieren. Erwähnen wir schließlich noch die vor einigen Jahren neu aufgefundenen, schwefelhaltigen Aminosäuren *Lanthionin* (VI) und *Djenkolsäure* (VII), so berühren wir damit schon die eingangs aufgeworfenen Fragen nach Übergängen zwischen den einzelnen Verbindungstypen. Produkte des oxydativen Abbaues dieser Aminosäuren haben wir schließlich in den Organismen noch in der Taurocholsäure der Galle, in der *Taurin* (VIII) amidartig mit Cholsäure verknüpft ist, und in den wichtigen Komponenten des Bindegewebes Mucoitin- und Chondroitinschwefelsäure vor uns.

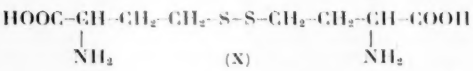


Nach dem Bindungszustand des Schwefels läßt sich ein großer Teil dieser Naturstoffe den Klassen der *Thiole* oder *Merkaptane* (RSH), der *Disulfide* (RSSR) und der *Thioäther* (RSR) zuordnen. Damit ist für den Chemiker und Physiologen ein Verbindungstyp mit charakteristischer Reaktionsfähigkeit gegeben, der zwar bei Naturstoffen, speziell hochmolekularer Natur infolge der beschränkten Zahl funktioneller

Gruppen nicht überschätzt zu werden braucht, aber beachtet werden muß. Während Thiole und Disulfide infolge ihrer reaktionsfähigen SH- und SS-Gruppen durch mannigfaltige Umsetzungen ausgezeichnet und vor allem durch auch zellmögliche Redoxprozesse reversibel ineinander überführbar sind, gilt der Schwefel in Thioäthern im allgemeinen als chemisch reaktionsträger. Thioäther besitzen recht stabile CS-Bindungen, die auch beim Methionin durch Akalien und Oxydationsmittel schwer angreifbar sind. Auffallend leicht gelingt die Oxydation des Methionins zum Sulfoxyd[6]). Es muß als chemisch bemerkenswert festgehalten werden, daß nach Untersuchungen vor allem von du Vigneaud und Mitarbeitern im Tierkörper merkwürdig leicht eine Entmethylierung von Methionin unter Bildung eines interessanten Thiols, des *Homocysteins* (IX), stattfinden kann[7]). Der Chemiker muß hier zur Sprengung der CS-Bindung zu recht drastischen Methoden greifen, wie sie die Behandlung mit konzentrierter Jodwasserstoffsäure nach Baernstein[8]) oder das Kochen mit starker Schwefelsäure nach du Vigneaud und Mitarbeitern[9]) darstellen. In wichtigen und umfangreichen amerikanischen Untersuchungen konnte gezeigt werden, daß das ernährungsphysiologisch verwertbare Homocystein (und sein Disulfid *Homocystin* (X)), das bisher als Naturstoff noch nicht nachweisbar war und anscheinend nur intermediär auftritt, eine Art Schlüsselstellung im Methionin-Cystin-Stoffwechsel des Tierkörpers einnimmt[10]). Man sieht also, wie die Natur vom Substanztyp des Thioäthers die Brücke zum abwandlungsfähigeren Thiol-Disulfid-System schlägt.

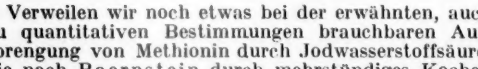


(IX)



(X)

Verweilen wir noch etwas bei der erwähnten, auch zu quantitativen Bestimmungen brauchbaren Aufsprengung von Methionin durch Jodwasserstoffsäure, die nach Baernstein durch mehrstündiges Kochen mit der konzentrierten Säure durchgeführt wird und bei der Methyljodid und Homocystein (bzw. dessen Thiolakton) entstehen (Gleichung 1):



(1)

Diese Reduktionsmethode spielt in der Eiweißchemie heute zur Ermittlung genauer Schwefelbilanzen eine Rolle, da dabei der Bindungszustand des Schwefels in verschiedener Weise anspricht. Den Methioningehalt ergeben Methyljodid- oder Homocysteinbestimmungen, anwesendes Cystin wird zu Cystein reduziert, während etwa vorhandener Sulfatschwefel zu H_2S reduziert wird. So findet man beispielsweise im Casein 0,05% S als H_2S-S, 0,14% S als Cystin-S und 0,60% als Methionin-S. Die Methode gestattet auch eine weitere Ergänzung des sog. „Schwefelbilanzverfahrens" zur Erkennung gewisser, auf dem Cystingehalt beruhender Schädigungen an Wollfasern[11]), da unbehandelte und behandelte Wollfasern beträchtliche Mengen schwefelhaltiger Substanzen (vermutlich Sulfat-S) besitzen können, die von Jodwasserstoffsäure unter den Bedingungen der Baernsteinmethode zu Schwefelwasserstoff reduziert werden. Ein Proteinen beigemischter elementarer Schwefel kann so ebenfalls bestimmt werden[12]).

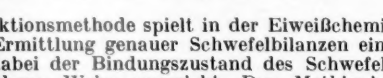
Im übrigen läßt sich diese Methode auch zur Lösung gewisser struktureller Fragen heranziehen. Die Jodwasserstoffsäure als starkes Reduktionsmittel vermag auch in manchen Thiolen, Disulfiden und Thioäthern den Schwefel als Schwefelwasserstoff herauszubrechen, jedoch ließen sich in der Geschwindigkeit der Schwefelwasserstoffbildung charakteristische Unterschiede beobachten. Außerdem dürfte damit in manchen Fällen auch festzustellen sein, ob der Schwefel in Form von SH- oder SS-Gruppen oder thioätherartig gebunden vorliegt. So ergaben sich z. B. bei 6stündigem Kochen einer Reihe von Thioäther-, Sulfhydryl- und Disulfidcarbonsäuren folgende Schwefelwasserstoffausbeuten (Tabelle 1)[13]):

Tabelle 1.

Methionin	0% H_2S
Thiodiglycolsäure HOOC—CH_2—S—CH_2—COOH	39
Thioglycolsäure HOOC—CH_2—SH	100
Thiomilchsäure HOOC—CH(CH_3)—SH	75
Thiohydracrylsäure HOOC—CH_2—CH_2—SH	25
Dithiodiglycolsäure HOOC—CH_2—S—S—CH_2—COOH	70

Bei α-Sulfhydrylcarbonsäuren erfolgt also die Schwefelabspaltung wesentlich leichter als bei β-Substitution. Ferner läßt sich die größere Stabilität des thioätherartig gebundenen Schwefels gegenüber dem Schwefel in SH- und SS-Gruppen erkennen. Dabei ist es in diesen einfachen Fällen noch unbekannt, ob neben Schwefelwasserstoff jodierte oder freie Fettsäuren gebildet werden. Bei der Diskussion des Bindungszustandes des Schwefels in Biotin hat man diese Jodwasserstoffreduktion ebenfalls herangezogen[14]).

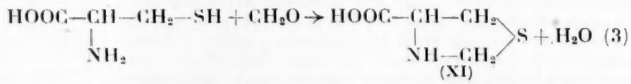
Als höchst eigenartige und interessante Substanz bietet die Natur uns noch die von van Veen und Hyman[15]) aufgefundene *Djenkolsäure* (VII), deren Vorkommen allerdings auf das Pflanzenreich beschränkt zu sein scheint. Sie wurde bisher nur in der tropischen Djenkolbohne nachgewiesen, bei deren Genuß in größeren Mengen bei den Eingeborenen auf Java und Sumatra schwere Erkrankungen vorkommen. Sie dürfte in das Pflanzeneiweiß, dem Cystin und Cystein völlig fehlen, als Aminosäure eingebaut sein. Diese Djenkolsäure wurde als das *Thioacetal* aus Formaldehyd und 1-Cystein erkannt, wird also wohl in der Pflanze durch Formylierung von Cystein gebildet. Kürzlich konnte diese genetische Beziehung mit Cystein auch in vitro nachgeahmt werden, indem die Synthese aus 1-Cystein und Formaldehyd durch Kondensation in stark salzsaurer Lösung gelang[16]) (Gleichung 2):



(2)

Es bleibt eigenartig, daß dieses Thioacetal bisher nur in der Djenkolbohne aufgefunden wurde. Den Eiweißstoffwechsel dieser Pflanze sollte man sich ansehen.

Im Falle der Djenkolsäurebildung reagiert 1 Mol Formaldehyd mit 2 Molen Cystein (Gleichung 2). Beide Substanzen können sich aber auch in äquimolekularem Verhältnis über einen weiten p_H-Bereich zu *Thiazolidin-4-carbonsäure* (XI) kondensieren (Gleichung 3)[17]) (Gleichgewichtsreaktion):



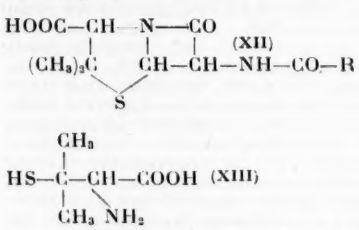
(XI)

(3)

In dieser Verbindung haben wir das Schwefelatom in einem heterocyclischen Ringsystem gebunden vor uns, das, wie gleich noch besprochen werden soll, auch in anderen wichtigen schwefelhaltigen Naturstoffen vorhanden ist. Nun ist der Befund sehr interessant, daß sich dieses Thiazolidinsystem aus den in Polypeptidketten eingebauten Cystinresten bildet, wenn Wolle, also Keratinsubstanzen, bei 70° im p_H-Bereich 5—7 mit Formaldehydlösungen behandelt wird[18]). Die Thiazolidin-4-carbonsäure ließ sich in Hydrolysaten solcher Wollfasern durch die Papierchromatographiemethode[19]) nachweisen[20]). Dieser leichte Übergang eines Thiolsystems in ein Thiazolidinsystem darf doch wohl auch zellphysiologisch als beachtenswert angesehen werden.

Es verdient nun in diesem Zusammenhang festgehalten zu werden, daß dieses heterocyclische Ringsystem in der Natur ebenfalls in einer wichtigen Substanzklasse aufgefunden wurde. Denn nach englischen und amerikanischen Autoren enthält die wahrschein-

lichste Konstitutionsformel der natürlichen *Penicilline* (XII) den 5,5-Dimethyl-thiazolidin-4-carbonsäurering:[21])



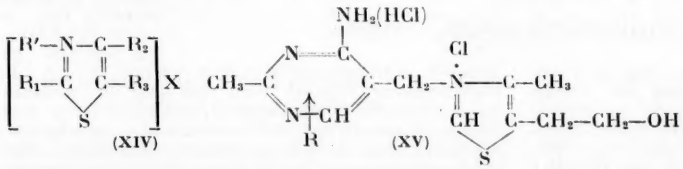
(XII)

(XIII)

Auch bei diesen Substanzen gibt sich der Zusammenhang mit der Thiolchemie überraschend leicht darin zu erkennen, daß bei der Säurehydrolyse aus den Penicillinen das für die Strukturermittlung und vielleicht auch Synthese wichtige *Penicillamin*, das *β, β-Dimethylcystein* (XIII) entsteht. Jedoch erscheint die Annahme vertretbar, in bezug auf die Synthese dieser Antibiotika in der Natur die genetische Beziehung zum Cystein, nicht zum Dimethylcystein, in den Vordergrund zu rücken.

Eine interessante Verknüpfung zwischen Thiolen und antibiotischen Substanzen sei hier übrigens nebenbei erwähnt. Die gegen grampositive und gramnegative Bakterien wirksamen ungesättigten Ketone Penicillinsäure und Clavacin werden bei Gegenwart genügender Mengen SH-Körper unwirksam, woraus auf eine Reaktion zwischen den Antibiotika und den SH-Gruppen der Enzymeiweiße oder des Glutathions der Bakterien geschlossen wurde[24]). Ein antibakteriell wirksames Disulfid liegt möglicherweise auf Grund der neuesten Strukturermittlungen in dem *Gliotoxin* vor, das sich mit einer Reihe von disulfidspezifischen Reagentien (z. B. mit Na_2SO_3, K_2S, Br, HJ, Hg II-Acetat, Thiolglycolsäure) umsetzt und besonders Alkalien gegenüber den Charakter eines labilen Disulfides besitzt[25]).

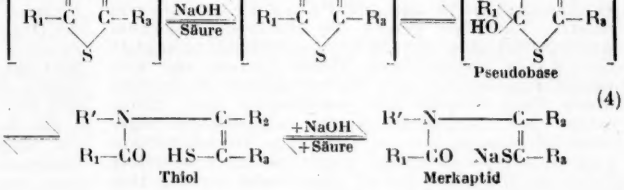
Eine bedeutungsvolle, zunächst unerwartete Verknüpfung der Thioldisulfidchemie mit einem Naturstoff mit heterocyclisch gebundenem Schwefel kommt in einer interessanten, merkwürdig wenig beachteten Reaktionsfolge am antineuritischen Vitamin B_1 zum Ausdruck. Bekanntlich ist im *Aneurin* der Schwefel in einem *Thiazol*ring verankert. Dieses Vitamin ist ein *Thiazoliumsalz* (allgemeine Formel XIV), das infolge der basischen Aminogruppe in seinem Pyrimidinring in vitro zumeist als Hydrochlorid gehandhabt wird (XV).



(XIV) (XV)

Der seinerzeit großes Aufsehen erregende erstmalige Nachweis des Schwefels im Aneurin durch Windaus, Tschesche, Ruhkopf, Laquer und Schultz[26]) im Jahre 1931 beruhte auf der Abspaltung von Schwefelwasserstoff durch Kochen des Wirkstoffes mit stark alkalischen Lösungen in Gegenwart von Bleisalz. Dies ist aber der altbekannte Test auf labile SH- und SS-Gruppen in Naturstoffen, deren Schwefelgehalt, wie etwa in Eiweißstoffen und Peptiden (Glutathion), auf die Anwesenheit von Cystein- bzw. Cystinresten zurückzuführen ist. Diese vergleichende Wertung der Schwefelbleiprobe und einige Angaben über die elektrometrische Titration von Thiazoliumsalzen und Aneurinhydrochlorid mit Lauge,[27]) besonders die Ringspaltung durch Alkali bei dem Benzo-thiazol-jodmethylat[28]), veranlaßten uns dann schon vor mehreren Jahren zu der Hypothese, auch beim Aneurin die Deutung der Alkaliinstabilität über *instabile Thiol-* bzw. *Disulfid*formen des Vitamins hinweg anzunehmen[29]).

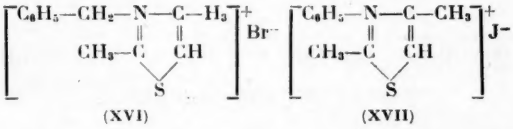
An Thiazoliumsalzen vollzieht sich mit Natronlauge folgende, mit Säuren wieder *reversible* Aufspaltung des Thiazolringes (Gleichung 4):



(4)

Damit lag eine Vorstellung vor, die im Rahmen des Studiums von Thiolen und Disulfiden den Anlaß zu einer größeren Versuchsplanung gab und einen Beitrag zur Thiazolchemie liefern sollte.

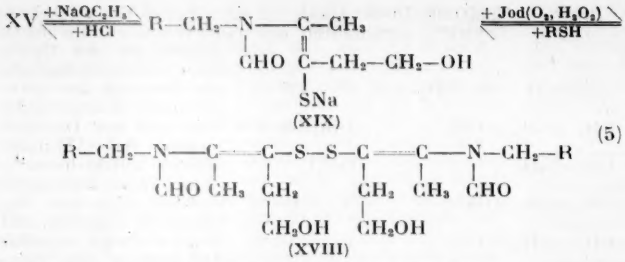
Auf diese Möglichkeit der Überführung von Thiazoliumsalzen in Thiole mußte sich der Nachweis und eine quantitative Bestimmungsmethode dieser Substanzklasse mit Nitroprussidnatrium, die bekanntlich in alkalischer Lösung arbeitet, gründen lassen. In Versuchen an N-Benzyl-2,4-dimethyl-thiazoliumbromid (XVI) und N-Phenyl-2,4-dimethylthiazoliumjodid (XVII) gelang dies in der Tat, wodurch die Spezifität dieser Farbreaktion weiter eingeschränkt wurde.



(XVI) (XVII)

Die negativen Befunde von Zima und Williams[30]) dürften auf eine zu hohe Alkalität der Testlösungen zurückzuführen sein. Allerdings versagte dieser Test bis jetzt beim Aneurin. Jedoch gelang hier der Nachweis des Vitamin-Thiols mittels Phosphorwolframsäure, eines anderen vielbenutzten Reagenzes auf Thiole. Darüber hinaus wurden dann solche Thiole aus Thiazoliumsalzen mit Jod oder Luftsauerstoff zu Disulfiden oxydiert.

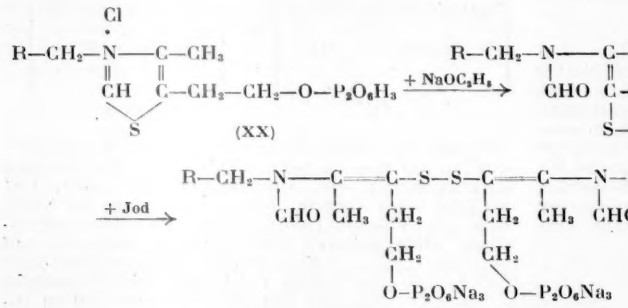
Die Vordringlichkeit der aufgegriffenen Fragestellung, über die im Jahre 1940 zum erstenmal mit M. Stock berichtet wurde (l. c.), erfuhr dann eine besondere Bestätigung durch eine auf einer Gemeinschaftsarbeit in Deutschland und in den USA. beruhenden Publikation von Zima und Williams (l. c.) über das *Aneurindisulfid* (XVIII), der eine 2. Mitteilung von Zima, Ritsert und Moll im Jahre 1941 folgte[31]). In diesen Untersuchungen wurde gezeigt, wie sich im Sinne der oben gemachten Angaben auch der Thiazolring des Aneurins z. B. mittels Natriumäthylat aufbrechen läßt, wobei ein als Natriumsalz (Merkaptid) glatt isolierbares *Vitamin-Thiol* (XIX) entsteht, das dann mit Jod, Luftsauerstoff oder Wasserstoffsuperoxyd in einfacher Weise zu dem ein Hydrochlorid bildendes *Vitamin-Disulfid* (XVIII) oxydiert werden konnte (Gleichung 5; R = 2-Methyl-6-amino-pyrimidin-Ring):



(5)

An diesem interessanten Vitamindisulfid (XVIII) wurden zellphysiologisch weittragende Befunde erzielt. Es zeigte sich nämlich, daß es bei wesentlich herabgesetzter Giftigkeit für Mäuse die *gleiche antineuritische Wirksamkeit* an Tauben und Ratten wie das Aneurin besitzt. Weiterhin gelang die Rückreduktion zum Aneurinthiol unter physiologischen Bedingungen glatt mittels der körpereigenen Thiole Cystein und SH-Glutathion, so daß auch die beobachtete Reduktion durch Blut, Liquor und Gewebebrei dem Thiolspiegel der Körperflüssigkeiten und Gewebe zugeschrieben werden konnte. Daß diese Rückreduktion zum Aneurin auch mittels nascierendem Wasserstoff (Sn + HCl) gelingt, nimmt dann nicht wunder. Das Aneurin sollte dann in den Organismen mit der Thiolform bzw. mit der Pseudobase (vgl. Gleichung 4) im Gleichgewicht stehen. Auf Grund dieser Versuche wurden Zima und Mitarbeiter (1. c.) zu der Hypothese geführt, Aneurin als reduzierte Form eines *Redoxsystems* bei seiner Wirkungsweise zu betrachten. Jedoch würde es hier zu weit führen, auf Einzelheiten dieser interessanten Hypothese und ihre Konsequenzen im Zellgeschehen näher einzugehen.

Kürzlich griffen Karrer und Viscontini[32]) diese Fragen bei der *Cocarboxylase*, dem *Aneurinpyrophosphat* (XX), wieder auf und konnten auch hier mit Natriumalkoholat die Thiolform (XXI) und daraus durch Oxydation mit Jod die Disulfidform (XXII) herstellen (Gleichung 6):

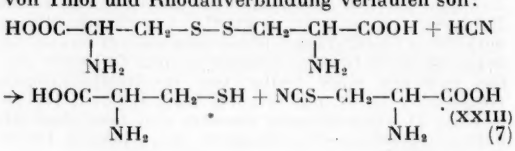


(6)

Interessanterweise ergab sich auch hier, daß die Thiolform etwa die gleiche Fermentwirkung wie Cocarboxylase besitzt und dieselbe CO_2-Menge aus Brenztraubensäure wie letztere abspaltet. Die Disulfidform war hier jedoch im Fermentversuch ohne jede Wirkung, ließ sich aber mit Cystein wenigstens teilweise wieder zur aktiven Thiolform zurückreduzieren. Karrer und Viscontini (1. c.) ziehen aus ihren Ergebnissen den Schluß, daß die Cocarboxylasewirkung des Aneurinpyrophosphats nichts mit der Bildung eines Redoxsystems der vorliegenden Art zu tun habe. Jedoch scheint es vertretbar, die Gültigkeit der Hypothese von Zima und Williams in weiteren Versuchen zu überprüfen. Auf alle Fälle sollte auch das Aneurindisulfid das Interesse der Physiologen und Kliniker gewinnen.

Es darf erwartet werden, daß der Chemismus der Schwefelabspaltung aus Aneurin durch Alkalien über seine Thiol- und Disulfidformen hinweg sich auf Grund der Gesetzmäßigkeiten deuten läßt, die aus dem Verhalten der großen Gruppe labiler Thiole und Disulfide abgeleitet wurden[33]). Systematische Versuche hierüber liegen jedoch nicht vor. Allerdings machten Zima und Mitarbeiter (1. c.) über die Einwirkung von Alkali auf Aneurindisulfid einige unklar und ohne Bezugnahme gedeutete experimentelle Angaben, deren Wertung angebracht erscheint. So wurde berichtet, daß dieses Disulfid in alkalischer Lösung in der Siedehitze durch Natriumäthylat unter Bildung von Schwefelwasserstoff zersetzt wird, während aus der angesäuerten Lösung Aneurin, also die *stabilisierte Thiolform*, isoliert werden kann. Zima und Mitarbeiter meinen, daß eine teilweise Hydrierung des Disulfides durch Schwefelwasserstoff erfolgt sei[34]). Dies liegt aber nicht vor. Vielmehr ordnet sich auch das Verhalten dieses komplizierten Disulfides der an vielen Beispielen abgeleiteten Gesetzmäßigkeit unter, wonach die Hydrolyse einer SS-Bindung in jedem Fall primär zu einer Bildung von Thiol führt. Welche Alkalistabilität das Thiol selbst zeigt, ob es sich etwa dem Verhalten des SH-Glutathions anschließt[35]), muß ebenfalls der Versuch erweisen[36]).

Die obengenannte Nitroprussidnatriumreaktion wird als empfindlicher qualitativer und quantitativer Nachweis für SH-Gruppen benutzt. Will man sie auch zum Nachweis von SS-Gruppen heranziehen, so muß man durch Zusatz von Kaliumcyanid für eine Aufsprengung dieser Bindungen und ihre Überführung in SH-Gruppen Sorge tragen[37]). Die Grundreaktion für diesen Test, der für die Bearbeitung schwefelhaltiger Naturstoffe eine allgemeine Bedeutung zukommt, ist daher die Umsetzung zwischen Cystin und Kaliumcyanid, die nach einer von Mauthner[38]) bereits im Jahre 1912 angegebenen Gleichung (7) unter Bildung von Thiol und Rhodanverbindung verlaufen soll:

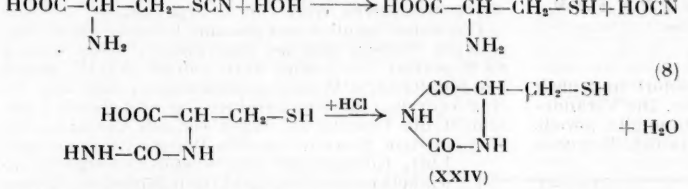


(7)

Die Bedeutung dieser Disproportionierung erhellt daraus, daß sie bei der viel benutzten Aktivierung des schwefelhaltigen Fermentes Papain aus dem Milchsaft der Carica papaya durch Blausäure mit im Spiele ist[39]) und die Empfindlichkeit der so widerstandsfähigen Keratine gegenüber Kaliumcyanidlösungen erklärt, wobei die Faserstruktur zerstört wird und sich die Substanzen auflösen[40]). Diese Doppelwirksamkeit eines Stoffes als Ferment- und Substrataktivator ermöglichte die Erreichung eines lange angestrebten Zieles. Man kann nämlich mittels blausäureaktivierten Papains innerhalb sehr kurzer Zeit *Wollfasern* zu einem Brei von Spindel- und Schuppenzellen macerieren und darüber hinaus die bisher als fermentativ so resistent angesehenen Keratine weitgehend verdauen[41]). Damit sind gewisse wichtige morphologisch-histologische Fragen des Wollfaseraufbaues einer Bearbeitung zugänglich geworden und man hatte das verblüffende Bild der Verdauung der Wollfasern im Darmtrakt der Raupen der Kleidermotte nachgeahmt, dem Linderström-Lang und Duspiva[42]) eine schöne Arbeit gewidmet hatten. Man darf auch aus diesen Untersuchungen Beiträge zu der immer noch nicht völlig geklärten Frage erwarten, welches eigentlich die Voraussetzungen, für eine fermentative Angreifbarkeit von Keratinfasern sind.

Die Kaliumcyanidreaktion des Cystins bot auch chemisch noch offene Fragen. Sie vollzieht sich im Gegensatz zu Angaben von Mauthner in sehr kurzer Zeit quantitativ, und auch die Isolierung des Thiols dabei, die bisher merkwürdigerweise noch fehlte, gelingt ohne weiteres. Durch die gleichzeitige Anwendung von Wasserstoffsuperoxyd als Oxydationsmittel des intermediär entstehenden Cysteins war ferner eine quantitative Überführung der SS- in Rhodangruppen möglich, so daß diese Kaliumcyaniddisproportionierung bei Anwesenheit von H_2O_2 eine bequeme Methode zur Gewinnung von α-Amino-β-rhodanpropionsäure (XXIII) darstellt. Es ist zu erwarten, daß sich diese Rhodanierungsmethode auch auf andere Systeme und Eiweißstoffe übertragen läßt.

Verglichen mit anderen Rhodanfettsäuren zeigt die Rhodangruppe in der Rhodanaminopropionsäure einige bemerkenswerte Eigenschaften. Sie ist nämlich stabil gegen Säurehydrolyse und nascierenden Wasserstoff. Auch ihre Alkalistabilität ist bemerkenswert hoch. Starke Natronlauge wirkt erst bei höherer Temperatur (40°) unter Thiolbildung ein, wobei sich eine interessante Folgereaktion mit der gleichzeitig abgespaltenen Cyansäure anschließt, die über eine Ureidosäure zu Cysteinhydantoin (XXIV) führt (Gleichung 8):



Eingegangen am 11. Januar 1949.

[1]) Dieser Zusammenfassung liegen Vorträge zugrunde, die im Dezember 1947 an der T. H. Aachen und im Dezember 1948 im Chemischen Institut der Universität Tübingen gehalten wurden.

[2]) Vgl. White, A. in Duncan, G., Diseases of Metabolism, Philadelphia u. London S. 126 (1947).
[3]) Vgl. Schöberl, A., Angew. Chem. **53**, 227 (1940).
[4]) Wieland, H., Witkop, B., A. **543**, 171 (1940).
[5]) Wieland, H., Hallermayer, R., A. **548**, 1 (1941).
[6]) Toennis, G. und Mitarbeiter, Science **88**, 545 (1938); J. biol. Chem. **128**, 399; **129**, 481 (1939). Micheel, F., Schmitz, H., B. **72**, 518 (1939).
[7]) Vigenaud, V. du, Chandler, J. P., Mayer, A. W., Keppel, D. M., J. biol. Chem. **131**, 57 (1939); Simmonds, S., Cohn, M., Chandler, J. P., du Vigneaud, V., J. biol. Chem. **149**, 519 (1943). du Vigneaud, V. u. Mitarbeiter, J. biol. Chem. **134**, 787 (1940); **140**, 625 (1941).
[8]) Baernstein, H. D., J. biol. Chem. **97**, 663, 669 (1932); **106**, 451 (1934); **115**, 25, 33 (1936); Schöberl, A., Fischer, M., Bio. Z. **302**, 310 (1939).
[9]) Butz, L. W., du Vigneaud, V., J. biol. Chem. **99**, 135 (1932); **105**, 481 (1934).
[10]) Beach, E. F., White, A., J. biol. Chem. **127**, 87 (1939); Rose, W. C., Wood, T. R., J. biol. Chem. **141**, 381 (1941); Tarver, H., Schmidt, C. L. A., J. biol. Chem. **130**, 67 (1939); du Vigneaud, V. und Mitarbeiter, J. biol. Chem. **155**, 645 (1944).
[11]) Schöberl, A., Rambacher, P., Bio. Z. **306**, 269 (1940).
[12]) Schöberl, A. und Mitarbeiter, Bio. Z. **313**, 214 (1942,; **317**, 171 (1944).
[13]) Unveröffentlichte Versuche; vgl. Beitrag von Schöberl, A. (Chemie organischer Schwefelverbindungen) zur FIAT-Review of German Science.
[14]) Kögl, F., de Man, T., J. Ztschr. f. physiol. Chem. **269**, 81 (1941).
[15]) Veen, A. G., van Hyman, A. J., Genesk. Tijdschr. Ned. Indië **73**, 991 (1933); Rec. **54**, 493 (1935).
[16]) Armstrong, M. D., du Vigneaud, V., J. biol. Chem. **168**, 373 (1947).
[17]) Ratner, S., Clarke, H. D., J. amer. chem. Soc. **59**, 200 (1937), Schubert, M., J. biol. Chem. **114**, 341 (1936).
[18]) Middlebrook, W. R., Phillips, H., Biochem. J. **36**, 294 (1942).
[19]) Consden, R., Gordon, A. H., Martin, A. J. P., Biochem. J. **38**, 224 (1944); **40**, 580 (1946).
[20]) Middlebrook, W. R., Phillips, H., Biochem. J. **41**, 218 (1947).
[21]) du Vigneaud, V., Carpenter, F. H., Holley, R. W., Livermore, A. H., Rachele, J. R., Science **104**, 431, 450 (1946); vgl. auch Neher, R., Wettstein, A., Miescher, K., Helvetica **29**, 1815 (1947) und die Übersichtsberichte Heusner, A., Ztschr. f. Naturf. **1**, 171 (1946); Killian, H., Die Pharmazie, 1. Beih. 725 (1946).
[22]) Amerikanische
[23]) bzw. englische Penicillinnomenklatur.
[24]) Geiger, W. B., Conn, J. E. J., amer. chem. Soc. **67**, 112 (1945).
[25]) Dutcher, J. D., Johnson, J. R., Bruce, W. F., J. amer. chem. Soc. **67**, 1736 (1945).
[26]) Windaus, A., Tschesche, R., Ruhkopf, H., Laquer, F., Schultz, Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math. physik. Kl. 3, 211 (1931); Ztschr. physiol. Chem. **204**, 123.
[27]) Williams, R. R., Ruehle, A. E., J. amer. chem. Soc. **57**, 1856 (1935); Birch, T. W., Harris, L. Nature, (London) **135**, 654 (1935); Moggridge, R. C. G., Ogston, A. G., Biochem. J. 29, 866.
[28]) Mills, W. H., Clark, L. M., Aeschlimann, J. A., J. chem. Soc. **123**, 2353 (1923).
[29]) Schöberl, A., Stock, M., B. **73**, 1240 (1940).
[30]) Zima, O., Williams, R. R., B. **73**, 941 (1940).
[31]) Zima, O., Ritsert, K., Moll, Th., Ztschr. physiol. Chem. **267**, 210 (1941).
[32]) Karrer, P., Viscontini, M., Helv. Chim. Acta **29**, 711, 1981 (1946).
[33]) Vgl. Schöberl, A., Rambacher, P., Wagner, A., Bio. Z. **317**, 371 (1944) u. frühere Arbeiten.
[34]) Vgl. Schöberl, A., A. **507**, 111 (1933).
[35]) Schöberl, A., Rambacher, P., A. **538**, 84 (1939).
[36]) Unsere Versuche in den angedeuteten Richtungen konnten seinerzeit, bedingt durch die Zeitverhältnisse und andere Umstände, leider nicht auf breiterer Basis ausgebaut werden. Jedoch ist ihre Fortsetzung nach wie vor geplant.
[37]) Vgl. Schöberl, A., Ludwig, E., B. **70**, 1422 (1937).
[38]) Mauthner, E., Ztschr. physiol. Chem. **78**, 32 (1912).
[39]) Vgl. Schöberl, A., Fischer, M., Bio. Z. **302**, 310 (1939).
[40]) Michaelis, L., Goddard, D. R., J. biol. Chem. **106**, 605 (1934).
[41]) Schöberl, A., Hamm, R., Bio. Z. **318**, 331, 355 (1948).
[42]) Linderström-Lang, K., Duspiva, F., Ztschr. physiol. Chem. **237**, 131 (1935); **241**, 177 (1936).

(Fortsetzung folgt.)

Kurze Originalmitteilungen.

Hystereseerscheinungen beim Kollaps von monomolekularen Stearinsäurefilmen.

Den charakteristischen Verlauf des zweidimensionalen Zustandsdiagrammes von Filmen gesättigter Fettsäuren auf Wasseroberflächen, einem Gebiet, das besonders von N. K. Adam untersucht wurde, zeigt Fig. 1, die dem Adamschen Buch[1]) entnommen ist. Wird der Film so weit komprimiert, daß die Molekeln durch Aufrichten den kleinsten Platzbedarf eingenommen haben, so bricht bei weiterer Drucksteigerung auf einen kritischen Wert der Film zusammen; er fließt. In Fig. 1 ist dieser Kollapsdruck am Ende der zwei Bereiche verschieden steilen Anstiegs, die durch einen scharfen Knickpunkt getrennt sind, durch einen horizontalen Pfeil angedeutet. In Fig. 1a liegt, infolge von Stearatbildung durch den Einfluß von Spuren 2- und 3wertiger Ionen, ein Film im festen Zustand vor, während in Fig. 1b und 1c die Filme zunächst flüssig sind. Die Kurven zeigen im allgemeinen einen völlig reversiblen Verlauf[2]) [3]). Hysterese wurde lediglich bei einem Harnstoffderivat[4]) in der Nähe eines Umwandlungspunktes gefunden. Bei der auch von Adam beobachteten Hysterese an Filmen gesättigter Fettsäuren nach Eintritt des Kollapses[5]) handelt es sich um eine unechte, da der Kurvenverlauf nicht reversibel zum Ausgangspunkt zurückführt. Diese nur in einer frühen Originalarbeit von Adam[5]) erwähnte Hysterese unterscheidet sich von der von uns im folgenden beschriebenen.

Eigene Untersuchungen an einer Langmuirwaage[6]), deren Trog mit molekulardestilliertem Paraffin ausgekleidet war und bei der durch diese Maßnahme die störende spontane Verunreinigung der Trogflüssigkeit über eine Stunde lang unter dem von Adam[7]) geforderten Wert blieb, ergaben bei Stearin- und Palmitinsäurefilmen nach Eintritt des Kollapses eine seither noch nicht beobachtete, echte Hysterese in der Art, daß bei genügender Wegnahme von Belastung der Film unter Auseinanderfließen wieder auf die ursprüngliche Fläche expandiert (Fig. 2 a und 2b). Nach

Aufhören des Fließens bei Kompression ergibt sich ein nochmaliger Druckanstieg (Fig. 2a). Steigert man den Druck über etwa 68 Dyn/cm, so bricht der Film irreversibel zusammen. In Fig. 2a wurde bei steigender

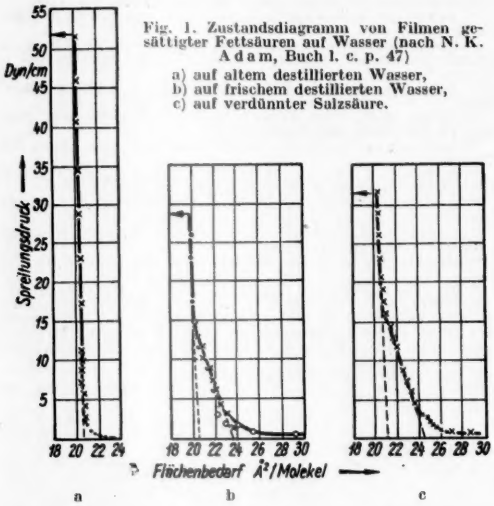


Fig. 1. Zustandsdiagramm von Filmen gesättigter Fettsäuren auf Wasser (nach N. K. Adam, Buch l. c. p. 47)
a) auf altem destillierten Wasser,
b) auf frischem destillierten Wasser,
c) auf verdünnter Salzsäure.

und fallender Belastung die Fläche sofort und nach einer Wartezeit von 1 Minute gemessen. Die Veränderung der Fläche bei konstanter Belastung gibt jeweils ein Maß für die Fließgeschwindigkeit. In Fig. 2b wurde nach Eintritt des Fließens die Belastung nicht mehr geändert und in Intervallen von 1 Minute die Fläche bis zur Beendigung des Fließens weiter gemessen. Beim vollständigen Durchlaufen der Hysteresekurve erreicht die Spreitfläche praktisch, d. h. bis auf einen meist kleinen Fehlbetrag denselben Wert wie zu Beginn der Kompression. Wird die Hysteresekurve mehrmals durchlaufen, so ändert sich nichts am Kurvenverlauf. Wenn der Film auf etwas weniger als auf die Hälfte zusammengeschoben ist, wird er fest und es zeigen sich gleichmäßig über die Oberfläche verteilt moiréartige Streifen.

Um vom Einfluß von Spuren 2- und 3wertiger Ionen unabhängig zu sein, haben wir unsere Messungen auf angesäuertem Wasser (n/10 — n/1000 HCl) durchgeführt, ohne eine *pH*-Abhängigkeit der Fließgrenze in diesem Bereich feststellen zu können.

Die hier beschriebene Hysterese des Fließens läßt sich nun in Zusammenhang bringen mit allerdings wenig bekannten Hystereseerscheinungen bei der Messung von Randwinkeln[8][9][10]) an Paraffin in Wasser. Der an der Grenzfläche Paraffin/Wasser auftretende Randwinkel wird meist zu 105° [11]) angegeben. Dieser Wert ist aber der Mittelwert aus den beim Vor- und Zurückgehen gemessenen Randwinkelwerten 113° und 96° [10]). Aus diesen Werten lassen sich nun, wie bekannt, die Kräfte errechnen, die beim Ein- und Austauchen einer Paraffinoberfläche in Wasser auftreten. Man erhält die Werte 28,3 Dyn/cm und 7,6 Dyn/cm. Diese beiden Werte stimmen nun überraschend gut überein mit den von uns gemessenen Fließgrenzen bei Kompression und Expansion von Stearinsäure- und Palmitinsäurefilmen auf angesäuertem Wasser, die jeweils in einem Bereich von 28,0 bis 31,5 Dyn/cm und 7,0 bis 10,5 Dyn/cm liegen. Da an orientierten Oberflächen von fester Stearinsäure auch Randwinkelmittelwerte von 105° [12]) gefunden werden, genau wie bei Paraffin, läßt sich aus der Übereinstimmung der beiden Zahlenwertpaare der physikalische Vorgang beim Fließen eines Stearinsäurefilmes vielleicht so deuten, daß beim Einsetzen des Fließens eben die nötige Kraft vorhanden ist, um die hydrophoben Paraffinketten der Stearinsäuremoleküle in das Wasser unterzutauchen. Durch den Aufbau mehrerer übereinanderliegender Schichten ist die Möglichkeit gegeben, die Moleküle auf eine kleinere Oberfläche zusammenzuschieben. Das Wiederauftauchen bei Vergrößerung der Oberfläche ist erst bei einem wesentlich kleineren Druck wieder möglich. Eine Stütze unserer Auffassung ist, daß von Adam[2]) für Ester, Alkohole, Amide und Glyceride von gesättigten Fettsäuren praktisch die gleichen Werte des Kollapsdruckes festgestellt wurden wie für Stearinsäure selbst. Beim Nitril der Stearinsäure findet er den nur wenig niedrigeren Wert von 23 Dyn/cm.

Die wahrscheinlich gemeinsame Ursache der Hysterese des Fließens und des Randwinkels [13]) war bislang nicht geklärt. Nach einer Notiz von de Witt[14]) wurde bei Kupfersulfid/Wasser nachgewiesen, daß hier für eine Änderung des Randwinkels eine adsorbierte Luftschicht die Ursache ist. Nach eigenen Versuchen ist aber an dem System Paraffin/Wasser in den Gasen Luft, Kohlensäure und Wasserstoff eine Randwinkelhysterese von praktisch demselben Betrag feststellbar wie in einer reinen Wasserdampfatmosphäre, so daß adsorbierte Gasschichten als Ursache der Hysterese ausscheiden.

Weitere Messungen der Randwinkelhysterese an anderen nicht benetzenden Substanzen (Polystyrol, Naphthalin) legen es nahe, die Ursache der Hysterese in einer elektrischen Erscheinung

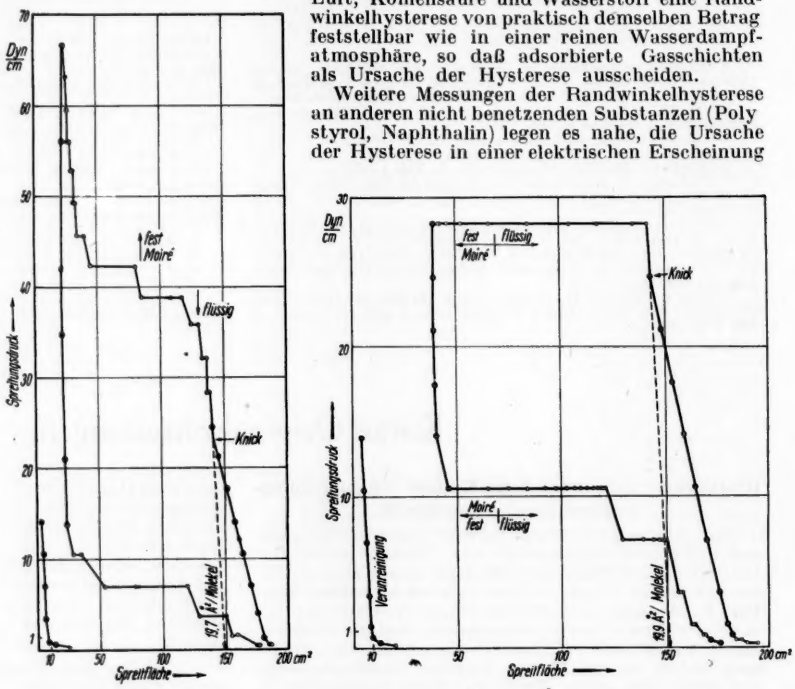


Fig. 2. Hysterese beim Kollaps eines Stearinsäurefilms auf $\frac{n}{1000}$ HCl bei 20—22° C. $7{,}20 \cdot 10^{18}$ Molekeln.

zu suchen, in der *Ausbildung einer elektrischen Doppelschicht* in der Grenzfläche Isolator/Wasser. Man erhält größenordnungsmäßig für die elektrische Energie der Doppelschicht pro Flächeneinheit unter der Annahme einer Berührungsspannung von 1 Volt[15]), einem Abstand

der Doppelschicht von 1.10^{-8} cm und der Dielektrizitätskonstante 1 einen Wert von 44 Erg/cm², der in guter Übereinstimmung steht mit dem Differenzbetrag der Tauchkräfte von 20,7 Dyn/cm bzw. Erg/cm². Der Vorrückwinkel der Randwinkelhysterese würde dem Zustand unmittelbar vor Ausbildung der Doppelschicht entsprechen und dem Rückzugswinkel entspräche der Zustand nach Ausbildung der Doppelschicht. Bei Verkleinerung der Grenzfläche unter dem Rückzugswinkel werden die Ladungen der Doppelschicht getrennt (Reibungselektrizität), die man durch Bestäuben mit Mennige-Schwefel nachweisen kann. Die Vorgänge sind analog auf die Verhältnisse der Hysterese beim Fließen monomolekularer Stearinsäurefilme zu übertragen. Als Isolator wirkt hier die zusammenhängende Schicht der aneinanderliegenden Paraffinketten, so daß anzunehmen ist, daß beim Fließen der Zusammenhang des Filmes gewahrt bleibt und durch Falten ein Aufbau von mizellartigen Schichten zustande kommt von der Art, wie sie durch Arbeiten von Hess und Kiessig[16]) an Seifenmizellen wahrscheinlich gemacht wurden. Zur Erklärung dieser Hysteresen wäre also in der Theorie der Kapillarität die Erscheinung der Reibungselektrizität zu berücksichtigen.

Ammoniaklaboratorium der Badischen Anilin- und Sodafabrik, Ludwigshafen a. Rh. Karl Schäfer.

Eingegangen am 7. Februar 1949.

[1]) Adam, N. K., The Physics and Chemistry of Surfaces, Oxford 1930 p. 47 (1938 u. 1941).
[2]) Adam, N. K., l. c. p. 60 u. Proc. Roy. Soc. A 101, 452, 1922 p. 470.
[3]) Siehe dazu auch den zusammenfassenden Bericht von H. J. Trurnit in Fortschritte der Chemie organischer Naturstoffe, Bd. IV, p. 347 p. 369.
[4]) Adam, N. K., l. c. p. 60 und Proc. Roy. Soc. A 106, 694 (1924).
[5]) Adam, N. K., Proc. Roy. Soc. A 99, 336, p. 348 (1921).
[6]) Das Gerät war seiner Zeit von R. Brill gebaut worden. ZS. f. Elchem. **44**, 459 (1938).
[7]) Adam, N. K., Buch p. 41.
[8]) Pockels, A., Phys. Z.S. **15**, 39 (1914).
[9]) Adam, N. K. und Jessop, J., chem. Soc. London 127, 1863 (1925).
[10]) Ablett, R., Phil. Mag. **46**, 244 (1923).
[11]) Adam, N. K., Buch p. 180.
[12]) Adam, N. K., Buch p. 182.
[13]) Eichborn, J.L. von, Kolloid Z. S. 107, 107 (1944) und 109, 62 (1944).
[14]) de Witt, C. C., J. Americ. Chem. Soc. **57**, 775 (1935).
[15]) Mie, G., Lehrbuch der Elektrizität und des Magnetismus, II. Auflage p. 83 (1941).
[16]) Hess, K. und Kiessig, H., Chemische Berichte 1948, Nr. 4, p. 327, ferner H. Kiessig in Kolloidchemisches Taschenbuch, Leipzig p. 154. (1948).

Zur Funktion des Statolithenapparates im Wirbeltierlabyrinth.

Über die Auslösung der Utriculusreflexe des Wirbeltierlabyrinths — der „tonischen" Reaktionen der Glieder und Augen bei Lageänderung — herrscht auf Grund widerspruchsvoller Versuche und mangels quantitativer Reizmethoden noch vollkommene Unklarheit. Für jede der Haupttheorien: der adäquate Reiz entstehe durch Druck, Zug oder Scherung des Statolithen oder durch alle drei zusammen, oder durch direkte hydrostatische Druckänderung am Sinnesepithel (unter Statolithenmitwirkung), lassen sich gewichtige Gründe anführen. Durch quantitative Reizversuche mit neuer Methode wurde die Frage[1]) für Fische entschieden.

I. Bei Fischen wird die jeweilige Gleichgewichtslage durch das Auge (= „Lichtrückenreaktion") mitbestimmt. (v. H. 1935). Bei Seitenlicht weicht der Fisch um einen Winkel α, der mit der Lichtintensität ansteigt, um seine Längsachse von der Richtung der mechanischen Kraftwirkung ab (Fig. 1). Änderung des hydrostatischen Druckes läßt α unbeeinflußt; die „Drucktheorie" hält nicht stand. Änderung der *mechanischen Feldstärke* — durch Zentrifugieren bei gleichzeitiger exakter Messung des frei in einer Strömung schwimmenden Fisches — ergibt (bei gleichbleibender optischer Reizsituation) stets eine solche Änderung von α, daß die *Scherungskraft* beider Statolithen *unverändert* bleibt. Macht man die selbstverständliche Voraussetzung, daß die Gleichgewichtslage (= reflexlose Lage) Ausdruck eines zentralen Erregungsgleichgewichts ist, so folgt unmittelbar, daß der *adäquate Reiz allein* die *Scherung* sein muß. Dabei ergibt sich weiter eine sehr einfache lineare (also nicht logarithmische) Beziehung zwischen physikalischem Reiz und physiologischer Reizwirkung.

II a) Linksseitige Utriculusausschaltung erzeugt — wie für alle Wirbeltiere bekannt — eine ständige starke „Drehtendenz" nach links herum (= Dauerauftreten aller im intakten Tier bei Rechtsneigung entstehenden Reaktionen). Der naheliegende Schluß auf

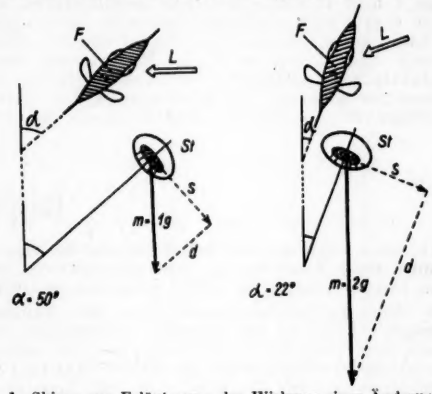


Fig. 1. Skizze zur Erläuterung der Wirkung einer Änderung der mechanischen Feldstärke auf den Statolithenapparat eines infolge einseitiger Beleuchtung in Seitenlage freischwimmenden Fisches. Oben: F = Fisch in Vorderansicht, L = Lichteinfall, α = Neigungswinkel des Fisches um die Längsachse, darunter: St = Utriculusstatolith auf Sinnesepithel, m = mechanische Feldstärke, s = Scherung, d = Druck des Statolithen auf das Sinnespolster.

eine tropotaktische (= einseitig drehende) Wirkung jedes Statolithen erweist sich jedoch als falsch: beim linksgeneigt schwimmenden operierten Fisch bewirkt Erhöhung der mechanischen Feldstärke nicht vermehrte Neigung, sondern Aufrichtung. Der Statolithenreiz *vermindert* quantitativ die Drehtendenz!

b.) Scherung des Statolithen in Längsachsenrichtung

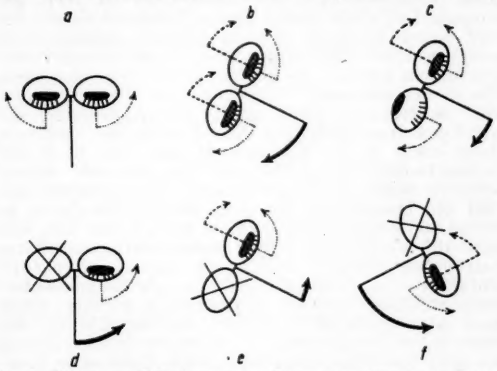


Fig. 2. Skizze zur Erläuterung des Zusammenspieles beider Utriculusstatolithen mit der „tonischen" Daueraktivität (Automatie) des Sinnesepithels. Die Pfeile deuten Richtung und Größe der jeweils vom Sinnesepithel (·····→) und von den Statolithen (-----→) ausgelösten „Drehtendenzen" an, deren einfache Summe (→) das Gesamtverhalten bestimmt; a = Normaltier in Normallage, b = Kopf in linker Seitenlage; c = wie b, doch Abhebung des linken Statolithen; d—f = linker Utriculus zerstört, d = Normallage, e = linke, f = rechte Seitenlage.

(rosto-caudal) erzeugt alle bekannten Lage- und Augenreflexe um die Querachse, aber keinerlei Drehreflexe um die Längsachse. Wird nun ein links utriculusloser Fisch durch senkrechte Wasserströmung zum Vertikalschwimmen (Kopf genau nach oben bzw. nach unten) veranlaßt (so daß allein in Längsachsenrichtung eine Scherung auftritt), dann bleibt die „Drehtendenz" um die Längsachse, trotz Fehlens jeden Lagereflexes um die Längsachse, doch voll erhalten (quantitative Versuche).

Aus IIa und b ergibt sich, daß die *„Drehtendenz"* des einseitig entstateten Tieres *kein Statolithenreflex*

sein kann, sondern durch die einseitige Zerstörung des Sinnesepithels entstehen muß, welches eine automatische Dauererregung produziert. Damit steht Magnus' Befund in Einklang, der nach vorsichtigem Abschleudern beider Statolithen bei Meerschweinchen eine einseitige Drehtendenz („Grunddrehung") nach links erzeugen konnte, wenn er das linke Labyrinth durch Kokain lähmte.[2])

Aus I und II sowie weiteren quantitativen Versuchen ergibt sich, daß das *ungereizte Sinnesepithel* eine tonisierende (rechts- bzw. linksdrehende) *Dauer*wirkung ausübt, der sich die *Reiz*wirkung beider „telotaktischen" *Statolithen* je nach Richtung und Ausmaß der Scherung *additiv überlagert*. Fig. 2 zeigt die hieraus für verschiedene Situationen abzuleitenden Konsequenzen. Das Verhalten der Fische und übrigen Wirbeltiere stimmt (soweit ich die Literatur übersehen kann[3])) gut zu dieser Theorie: die zahlreichen scheinbaren Widersprüche verschwinden.

Heidelberg, Zoologisches Institut und Wilhelmshaven, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie.
25. Februar 1949. Erich von Holst

Eingegangen am 28. Februar 1949.

[1]) gemeinsam mit H. Kaiser, L. Schoen und weiteren Mitarbeitern.

[2]) Auch Magnus („Körperstellung" 1924) schloß daraus auf eine Dauerreizung des intakt gebliebenen Sinnepithels, die er aber in seine „Zugtheorie" der Statolithen nicht einzupassen vermochte.

[3]) Die Äußerung einer Theorie über ein so viel bearbeitetes Gebiet, bei erzwungener Unkenntnis der ausländischen Literatur der letzten 10 Jahre, ist freilich ein Vabanquespiel.

Besprechungen.

Mie, Gustav, **Lehrbuch der Elektrizität und des Magnetismus.** Ferd. Enke Verlag, Stuttgart 1948, 3. Auflage, 666 S. Geheftet 48.— DM; gebunden 50.50 DM.

Als eine Art Jubiläumsgeschenk des nunmehr 80jährigen Autors an die deutsche Wissenschaft und Technik liegt jetzt die dritte umgearbeitete Auflage seines bekannten Lehrbuches der Elektrizität und des Magnetismus vor. Die Tatsache, daß diese Neuauflage so bald nach der 1940 erschienenen zweiten Auflage notwendig wurde — sie hätte noch während des Krieges erscheinen sollen, verzögerte sich aber aus technischen Gründen —, diese Tatsache zeigt eindrucksvoll, welcher allgemeinen Wertschätzung sich dieses Buch erfreut und wie sehr es bereits zu einem Standardwerk auf seinem Gebiet geworden ist.

Die neue Auflage unterscheidet sich nach dem Vorwort des Verfassers von der alten außer durch zahlreiche neue, besonders klar und instruktiv durchgeführte Abbildungen noch durch eine Reihe von Verbesserungen, unter denen besonders die Deutung der Gewittertätigkeit hervorgehoben wird. Daß durch diese Verbesserungen das Buch noch an Wert gewonnen hat, steht außer Frage. Dennoch würde der Ref. begrüßen, wenn in einer weiteren Auflage noch einige weitere Änderungen bzw. Erweiterungen vorgenommen würden. So dürften einige Erscheinungen, die in der modernen Forschung auf diesem Gebiet eine bedeutsame Rolle spielen, in Anbetracht der sonstigen Ausführlichkeit des Lehrbuches vielleicht doch etwas zu kurz behandelt sein, wie z. B. die Seignette-elektrischen und ferromagnetischen Eigenschaften sowie die Supraleitung. Beispielsweise umfaßt die Darstellung der letzteren nur 30 Zeilen in einem 666 Seiten starken Buch. Ferner fällt auf, daß zwar die Fermistatistik der Metallelektronen relativ ausführlich gebracht wird, nicht aber die wesentlich einfachere statistische Deutung der paramagnetischen Suszeptibilität oder der Richardson-Formel. Nicht ganz klar erscheint dem Ref. die Einführung der elektrischen Feldgrößen im Dielektrikum (S. 172 ff.), wo ohne besondere Begründung die elektrische Erregung $\mathfrak{D}$ in der Materie identifiziert wird mit dem $\mathfrak{D}$-Vektor, der in einem Spalt senkrecht zu den Feldlinien bestehen würde. Auch das Lorentzsche Zusatzglied $\mathfrak{P}/3\,\varepsilon_0$ zum inneren Feld ist ohne genauere Begründung eingeführt. Als eine weitere leicht ausfüllbare Lücke erscheint dem Referenten das Fehlen der Formel für die Abstrahlung eines Dipols bzw. einer Antenne nebst ihrer Begründung. Und schließlich sei darauf hingewiesen, daß die Gesamtladung der Erde nicht bloß durch die Gewitter, sondern auch durch die Regentropfen aufrechterhalten wird, die infolge des elektrischen Erdfeldes und ähnlicher Vorgänge wie in den Gewitterwolken vorwiegend negativ geladen sind.

Wenn der Referent sich erlaubt hat, an dieser Stelle auf einige Punkte hinzuweisen, die seiner Ansicht nach unklar oder ergänzungsbedürftig erscheinen, so möchte er damit unter keinen Umständen den Eindruck hervorrufen, daß er nicht im großen und ganzen dieses Lehrbuch als sehr gut und seiner Zielsetzung entsprechend empfindet. Im Gegenteil, man muß immer wieder staunen über die Fülle von Material, das in diesem Buch dem Leser vorgesetzt wird, und über die erfreuliche Klarheit der Darstellung, mit der dies geschieht. Vor allem verdienen in dieser Hinsicht die Kapitel X bis XIV hervorgehoben zu werden, welche sich mit dem sonst in Vorlesungen und Lehrbüchern meist recht kümmerlich behandelten Gebiet der elektrischen Leitfähigkeit in Flüssigkeiten und Gasen beschäftigen. Auch fällt sehr angenehm auf, daß im allgemeinen die Ausführungen der einzelnen Teilgebiete bis auf den modernsten Stand der Forschung durchgeführt sind und daß der Verfasser im Anschluß an seine Ausführungen über Kathoden- und Kanalstrahlen sogar bis in das Gebiet der Kernphysik und der kosmischen Strahlen vordringt.

Der Referent möchte mit dem Wunsche schließen, daß es dem Autor vergönnt sein möge, noch manche weitere Auflage dieses Lehrbuches selbst herauszubringen und damit auch weiterhin in gleicher Weise dem physikalisch-technischen Nachwuchs wie auch der älteren Generation beim Studium der elektromagnetischen Erscheinungen und beim Arbeiten auf diesem Gebiet ein äußerst wertvolles Hilfsmittel in die Hand zu geben.

F. Sauter.

Eingegangen am 14. Februar 1949.

Machatschki, F., **Vorräte und Verteilung der mineralischen Rohstoffe.** Ein Buch zur Unterrichtung für jedermann. Springer-Verlag Wien, 1948, VIII, 191 S., 6 Abb., 36 österr. Schill.

Das letzte Jahrzehnt hat wohl jedem Laien vor Augen geführt, welche große Bedeutung die mineralischen Rohstoffe für die einzelnen Länder besitzen. Das vorliegende Büchlein gibt eine Übersicht über die wichtigsten Vorkommen, und zwar nach Elementen geordnet und diese in der Reihenfolge Schwermetalle, Leichtmetalle, Edelmetalle, Halbmetalle, Edelerden, Schwefel, Arsen, Kohlenstoff (einschließlich Karbonate), Phosphor, Salzlagerstätten, Barium- und Strontiumsalze, Alunit und Alaun, Fluoride, Quarz und Silikate, Rohstoffe der Atmosphäre. Den Schluß bildet eine ausführliche Tabelle der Edelsteine und eine kurze Aufzählung der wichtigsten Gesteine. Diese Art der Einteilung hat sicherlich ihre Berechtigung, aber sie bringt andererseits auch gewisse Inkonsequenzen und Wiederholungen. So kommt der Beryll bei den Leichtmetallen und bei den Edelsteinen vor, die Magnesiumsalze sowohl bei den Leichtmetallen als auch bei den Salzlagerstätten usw.

Man findet auf engem Raum eine Fülle von wichtigen Tatsachen; es wurde, wie es in dem Vorwort heißt, „mit einem Schuß der Essenz der exakten Wissenschaft, etwas Technologie und etwas Wirtschaftskunde in heißen Sommerwochen ein milder Trank gebraut". Das wirklich anregend und allgemeinverständlich geschriebene Buch kann jedem, der sich für diese Dinge interessiert, wärmstens empfohlen werden.

Correns.

Eingegangen am 10. Januar 1949.

TECHNISCHE PHYSIK in Einzeldarstellungen

Herausgegeben von **W. Meissner**

6. BAND:

Hochstromkohlebogen

Physik u. Technik einer Hochtemperatur-Bogenentladung

Von Professor Dr. **Wolfgang Finkelnburg**

Mit 132 Abbildungen. VIII, 221 Seiten. 1948. DMark 22,50

INHALTSÜBERSICHT: Einleitung.—Überblick über Eigenschaften und Mechanismus des Niederstromkohlebogens. Allgemeine Eigenschaften und Betriebsbedingungen des Hochstromkohlebogens. — Die physikalischen Eigenschaften des Hochstromkohlebogens: Elektrische Eigenschaften. Die Strahlung des Hochstromkohlebogens. Die Temperaturen im Hochstromkohlebogen. Sonstige Eigenschaften des Hochstromkohlebogens. — Bogenmechanismus und Theorie des Hochstromkohlebogens. — Die technischen Anwendungen des Hochstromkohlebogens. — Literaturverzeichnis. — Sachverzeichnis.

In Vorbereitung befinden sich:

7. BAND:

Grundlagen der Höchstfrequenztechnik

Von Dr.-Ing. **F. W. Gundlach,** Konstanz

Mit etwa 150 Textabbildungen

8. BAND:

Wärmeaustausch im Gegenstrom, Gleichstrom u. Kreuzstrom

Von Professor Dr. **H. Hausen,** Höllriegelskreuth bei München

Mit etwa 235 Textabbildungen. Etwa 400 Seiten.
Etwa DMark 50,—

9. BAND:

Kleinste Drucke - Ihre Erzeugung und Messung

Von Dr. **Rudolf Jaeckel,** Clausthal-Zellerfeld

Mit etwa 290 Textabbildungen. Etwa 290 Seiten.
Etwa DMark 36,—

10. BAND:

Elektromagnetische Schirmung in der Fernmelde- und Hochfrequenztechnik

Von Dr. phil. **Heinrich Kaden,** München

Mit etwa 145 Abbildungen. Etwa 300 Seiten.
Etwa DMark 38,—

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
J. F. BERGMANN / MÜNCHEN

SEIT JAHRZEHNTEN FÜHREND AUF ALLEN GEBIETEN DER RÖNTGENTECHNIK · SEIT JAHRZEHNTEN FÜHREND AUF ALLEN GEBIETEN DER RÖNTGENTECHNIK · SEIT JAHRZEHNTEN FÜHREND AUF ALLEN GEBIETEN DER RÖNTGENTECHNIK · SEIT JAHRZEHNTEN

MIKRO 60

der bewährte Apparat für röntgenografische

Feinstruktur-Untersuchungen

C.H.F. MÜLLER
AKTIENGESELLSCHAFT
HAMBURG

J.D. MÖLLER WEDEL/HOLST. GMBH.

MESSOPTIK
Linsen, Prismen, Plan- und Planparallel-Platten
HOCHLEISTUNGSSPIEGEL
plan und sphärisch, für Total- und Teilreflexion mit genauen Durchlässigkeitswerten, mechanisch und thermisch fest
KLEINSTSPIEGEL UND KLEINSTPRISMEN
in jeder Ausführung und in Meßoptikqualität
VERGÜTUNG OPTISCHER GLÄSER
KREIS- UND LÄNGS-PRÄZISIONSTEILUNGEN
Glaskreise, Okular- und Objektmikrometer
MESSGERÄTE
Kollimatoren, Dynameter, Gonio-Spektrometer, Spektroskope, Brennweitenmesser, Scheitelbrechweitmesser

Möller Wedel
JDEM SEIT 1864

Oberflächenverspiegelung *für die gesamte Optik*
Optische Vergütung Antiflex *aus unseren Hochvakuum-Anlagen*

MECHANISCHE WERKSTÄTTEN G. m. b. H.
Onstmettingen (Württ.)

Debyeflex Röntgenapparat

für Feinstruktur-Untersuchungen

Aufnahmegeräte
der verschiedensten Art

Rich. Seifert & Co.
Röntgenwerk · Hamburg 13

Die Chemie
in wasserähnlichen Lösungsmitteln

Die Grundlagen des chemischen und physikalisch-chemischen Verhaltens der Stoffe in einigen nichtwäßrigen, aber wasserähnlichen Solventien

Von

Dr. Gerhart Jander
o. Professor für Chemie an der Universität zu Greifswald

(Anorganische und allgemeine Chemie in Einzeldarstellungen
Herausgegeben von G. Jander und W. Klemm, Band I)

Mit 78 Abbildungen
X, 367 Seiten. 1949. DMark 36,-

Inhaltsübersicht: I. Einführung und Allgemeines über das Wasser als Lösungsmittel.- II. Die Chemie in wasserfreiem Fluorwasserstoff.- III. Die Chemie in wasserfreiem, verflüssigtem Ammoniak.- IV. Die Chemie in wasserfreiem, verflüssigtem Schwefelwasserstoff.- V. Die Chemie in wasserfreier Blausäure.- VI. Die Chemie in wasserfreier Salpetersäure.- VII. Die Chemie in flüssigem Jod.- VIII. Die Chemie in verflüssigtem Schwefeldioxyd.- IX. Die Chemie in essigsäurefreiem Essigsäureanhydrid. - X. Die Bedeutung der Untersuchungen über die Chemie in nichtwäßrigen, aber „wasserähnlichen" Lösungsmitteln für die theoretische und allgemeine Chemie sowie für die präparative chemische Praxis.- Sachverzeichnis.

Springer - Verlag / Berlin · Göttingen Heidelberg

Lichtelektrisches
Becherglas-Kolorimeter
mit Reagenzglaseinsatz
kurzfristig lieferbar;
ebenso Photoelemente,
Luxmeter und Ultra-Relais.

Dr. B. Lange, Bln.-Zehlendorf,
Hermannstr. 14/18 Tel.: 848122

Dr. B. Lange Berlin

Veröffentlicht unter Zulassungs-Nr. 48 der Britischen Militärregierung. - Herausgeber und verantwortlicher Redakteur: Professor Dr. Arnold Eucken, Göttingen, Bürgerstraße 50. - Für den Anzeigenteil verantwortlich: Hans-Georg Halfter, Berlin W 35, Reichpietschufer. 20 - Druck: A. Bagel, Düsseldorf. - Springer - Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg. - Printed in Germany.